

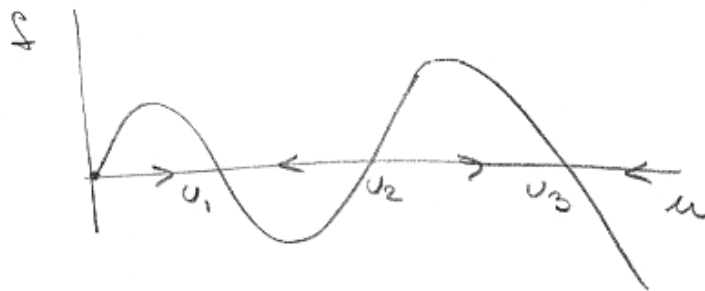
INSTITUTO BALSEIRO

UNIVERSIDAD NACIONAL DE CUYO - CNEA

La matemática de los sistemas biológicos

Guillermo ABRAMSON

*Centro Atómico Bariloche,
Instituto Balseiro y CONICET*



Versión: 2 de noviembre de 2010



Pintura mural en la costanera de Puerto Madryn (anónimo).

Índice general

1. Dinámica de poblaciones	7
1.1. Modelos deterministas de crecimiento	7
1.2. Crecimiento y decrecimiento exponencial	9
1.3. Crecimiento exponencial en tiempo discreto	10
1.4. Crecimiento limitado	11
1.5. Modelos con demora	13
1.5.1. Análisis lineal de la aparición de un ciclo límite	15
1.6. Modelo logístico en tiempo discreto	17
1.7. Crecimiento de organismos	19
1.8. Modelos estocásticos de población	22
1.8.1. Generalidades sobre ecuaciones estocásticas	27
2. Poblaciones interactuantes	29
2.1. Competencia	34
2.2. Modelo de depredación de Lotka-Volterra	36
2.3. Modelos realistas de depredación	38
2.3.1. Análisis lineal de aparición de un ciclo límite	39
2.4. Biodiversidad y extinción	41
2.5. ¿Será estable un sistema grande?	48
2.6. Competencia cíclica	51
3. De los individuos a las poblaciones	55
3.1. Desarrollo Ω de van Kampen	59
3.1.1. Comportamiento macroscópico	62
3.1.2. Fluctuaciones	62
3.1.3. Observaciones finales	65
4. Expresión genética	67
4.1. Circuitos de expresión genética	67
4.2. Ruido molecular	72
4.3. Tipos celulares y redes de Kauffman	75

4.3.1.	Modelos NK	77
4.3.2.	Propiedades dinámicas	79
4.3.3.	Modelo de Derrida	81
4.3.4.	Comentarios finales	83
5.	Ondas de población	87
5.1.	Ecuación de Fisher	88
5.2.	Solución aproximada del frente de onda	92
6.	Juegos evolutivos	95
6.1.	Introducción a la teoría de juegos	96
6.1.1.	Ejemplo: póker simplificado	98
6.1.2.	Ejemplo: un juego que no suma cero	102
6.1.3.	Análisis formal de un juego	104
6.1.4.	Halcones y Palomas	109
6.1.5.	Machos y hembras	113
6.2.	Juegos de forma normal	114
6.2.1.	Teoría de juegos no cooperativos - Equilibrios de Nash	115
6.2.2.	Teoría de juegos evolutivos - Estrategias evolutivas estables	120
6.2.3.	Juegos de población	123
6.3.	Guerra de desgaste	124
6.4.	Juegos asimétricos: territorialidad	129
6.5.	Dinámica de replicador	131
6.5.1.	Clasificación de los juegos simétricos de 2×2	135
6.5.2.	Coexistencia cíclica	137
6.5.3.	Relación con las ecuaciones de Lotka-Volterra	139
6.6.	Dinámica de imitación	139
6.7.	Dinámica adaptativa	142
6.7.1.	La evolución de la cooperación	142
6.7.2.	Estrategias estocásticas para el RPD	145
6.7.3.	Dinámica de adaptación	148
6.8.	Apéndice: Sobre John von Neumann	150
7.	Propagación de enfermedades	153
7.1.	Introducción	153
7.2.	Modelos epidémicos sencillos	153
7.3.	Propagación de epidemias	161
7.3.1.	Modelo difusivo	161
7.3.2.	La Peste Negra en Europa, 1347-1350	163
7.4.	Redes complejas	168

7.4.1.	Redes <i>small world</i> de Watts y Strogatz	172
7.4.2.	Redes libres de escala	175
7.5.	Epidemias en redes complejas	178
7.5.1.	Epidemias en redes <i>small world</i>	179
7.5.2.	Efecto de la inmunización	182
7.5.3.	Epidemias en una red libre de escala	185
8.	Estructuras espaciales	189
8.1.	Bifurcación de Turing	191
8.2.	Bifurcación de Turing: tratamiento general	196
8.3.	Estabilidad lineal y condiciones iniciales	197
8.4.	Inestabilidad inducida por el tamaño	201
8.5.	Manchas en la piel de los animales	204
8.6.	Ecuaciones de amplitud	207
8.6.1.	Inestabilidad de Rayleigh-Bénard	208
8.6.2.	Análisis lineal	209
8.6.3.	Ecuaciones de amplitud para el modelo SH	210
8.6.4.	Soluciones sencillas de la ecuación de Ginzburg-Landau real	213
9.	Osciladores biológicos	217
9.1.	Bifurcaciones	218
9.1.1.	Saddle-node, transcítica, diapasón (pitchfork, tenedor)	218
9.1.2.	Bifurcaciones de Hopf	220
9.1.3.	Bifurcaciones globales de ciclos	224
9.2.	Osciladores y switches biológicos	225
9.2.1.	Comportamiento cualitativo usando las nulclinas	230
9.2.2.	Determinación del dominio de oscilaciones	230
9.3.	Oscilaciones en reacciones químicas	234
9.3.1.	Reacción de Belousov-Zhabotinskii	234
9.3.2.	Reacción del Dióxido de Cloro - Iodo - ácido Malónico	236
9.3.3.	Osciladores de relajación	238
9.4.	Osciladores débilmente no lineales	241
9.4.1.	Ejemplo elemental. Fracaso de una solución perturbativa.	242
9.4.2.	Dos escalas temporales	243
9.4.3.	Two-timescales analysis of a nonlinear system	246
10.	Sistemas de osciladores acoplados	249
10.1.	Conjuntos de osciladores de fase idénticos	249
10.1.1.	Caso sencillo: dos osciladores	250
10.2.	Acoplamiento global	254

10.3. Clustering	256
10.4. Otros acoplamientos	258
10.5. Ensembles de osciladores heterogéneos	259
10.6. Fuerzas fluctuantes	264
Bibliografía	265

Capítulo 1

Dinámica de poblaciones

1.1. Modelos deterministas de crecimiento

Vamos a comenzar estudiando los modelos más sencillos de poblaciones, modelos deterministas de crecimiento o decrecimiento de una población o de un organismo. El objetivo de estos modelos es proporcionar una descripción cuantitativa de los fenómenos que se ven en las figuras 1.1 y 1.3. En ambos casos el crecimiento observado es el resultado de una multitud de fenómenos complejos subyacentes.

El crecimiento de la población argentina es el resultado del aumento debido a los nacimientos, más la inmigración, menos las muertes, menos la emigración. Y cada uno de estos fenómenos resulta afectado de manera compleja por otros fenómenos: salud pública, control de la natalidad, guerras, condiciones en otros países, crisis. A pesar de esta complejidad, el patrón que se observa es un crecimiento bastante uniforme.

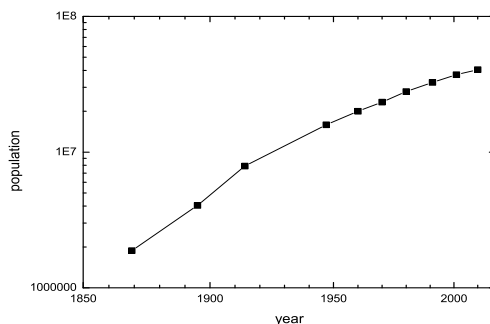


Figura 1.1: Crecimiento de la población argentina.

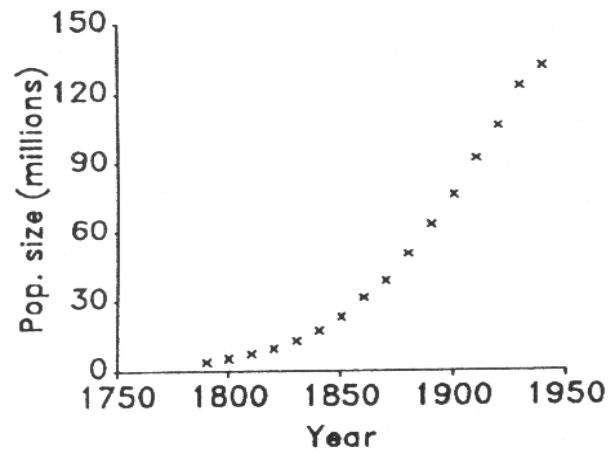


Figura 1.2: Crecimiento de la población de Estados Unidos.

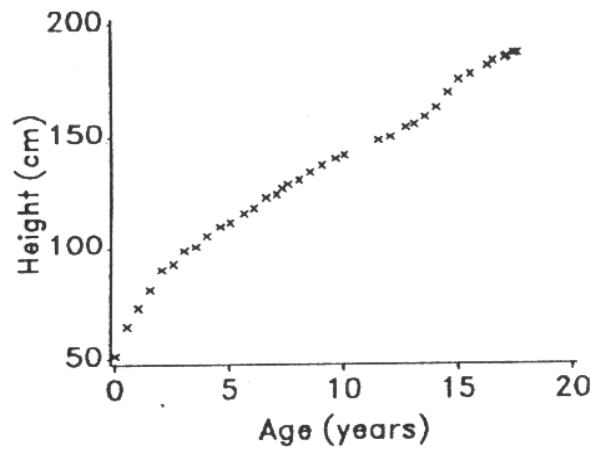


Figura 1.3: Crecimiento del hijo de Gueneau de Montbeillard, nacido en 1759.

Del mismo modo, en el crecimiento individual que se ve en la figura 1.3 se ve un crecimiento suave, en el que se distingue un período rápido poco después del nacimiento, un “estirón” en la pubertad, y una saturación.

Paréntesis: Es importante mencionar que lo que nosotros entendemos por “modelo” a menudo no es lo mismo que entienden los biólogos. Vale la pena tener presente esta diferencia. Nosotros estamos interesados en “modelos mecanicistas,” que intenten describir la manera en que el fenómeno se origina a partir de fenómenos más elementales. Contrariamente, los biólogos a veces se contentan con “modelos descriptivos” que se limitan a dar una descripción cuantitativa de un fenómeno. Por ejemplo, una curva exponencial sería un modelo descriptivo de del crecimiento de la población que vemos en la figura 1.1. Claramente, a nosotros esto no nos satisface, y queremos un modelo que *produzca* un crecimiento exponencial como resultado del balance entre nacimientos y muertes.

Comenzaremos con modelos deterministas y continuos, y más adelante veremos las diferencias que introducen los aspectos discretos y estocásticos.

1.2. Crecimiento y decrecimiento exponencial

Todos los organismos, observó Linneo en el siglo XVIII, tienen una capacidad de crecer o decrecer de una manera proporcional a su número. Si el crecimiento de una población puede describirse en tiempo continuo (como es el caso de la especie humana, que no tiene período de celo), entonces podemos escribir:

$$\frac{dN}{dt} = \text{nacimientos} - \text{muertes} + \text{migración}. \quad (1.1)$$

El modelo más sencillo, sin migración y suponiendo, como Linneo o Malthus poco después, que los términos de nacimiento y muerte son proporcionales a N , resulta:

$$\frac{dN}{dt} = bN - cN = (b - c)N, \quad (1.2)$$

$$\Rightarrow N(t) = N(0)e^{(b-c)t}. \quad (1.3)$$

Es decir, el resultado es un crecimiento (si $b > c$) o un decrecimiento (si $b < c$) exponencial a partir del valor inicial $N(0)$.

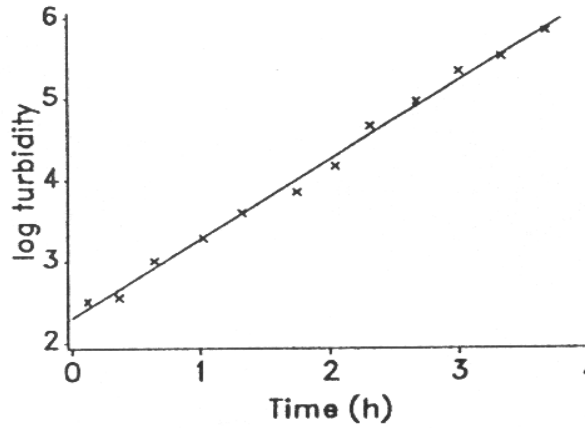
Este resultado es, por supuesto, irreal a largo plazo, pero notablemente bueno durante parte de la evolución de la población.

A menudo este comportamiento se caracteriza con un “doubling time,” el tiempo necesario para que la población se duplique:

$$N(T_2) = 2N_0 = N_0e^{(b-c)T_2} \quad (1.4)$$

$$\Rightarrow T_2 = \frac{\ln 2}{b - c} \approx \frac{0,7}{b - c}. \quad (1.5)$$

Por ejemplo, en un experimento con *E. coli*, la población de bacterias crece exponencialmente durante varias horas, a una tasa de 0,84 por hora. El tiempo de duplicación resulta $\ln 2 / 0,84 = 49,5$ minutos. Como las bacterias se reproducen por duplicación simple, T_2 se puede usar para caracterizar el tiempo que le lleva a cada bacteria crecer y dividirse. Esta una magnitud difícil de medir experimentalmente pero que, como vemos, puede derivarse fácilmente del comportamiento de la población.



Cuando $b - c$ es negativo, la población decrece exponencialmente y se la caracteriza con una “half life,” vida media, tal como en un decaimiento radiactivo. La típica aplicación biológica del decaimiento exponencial es el decaimiento en la concentración de una sustancia, por ejemplo un marcador, en la sangre de un sujeto.

1.3. Crecimiento exponencial en tiempo discreto

Cuando la reproducción es estacional, como en las plantas anuales o en animales con celo, la descripción continua es irreal y una descripción en tiempo discreto, a la manera de un mapeo, es más adecuada.

Por ejemplo, sea un insecto con una temporada anual de reproducción, y con una vida de un año. Si cada hembra produce r hembras que sobreviven hasta la temporada siguiente, el número de hembras obedece al mapeo:

$$N(t + 1) = rN(t), \quad (1.6)$$

$$\Rightarrow N(t) = N_0 r^t = N_0 e^{(\ln r)t}. \quad (1.7)$$

Se ve que el resultado también es exponencial, y que la relación entre la tasa de crecimiento en una población continua y la tasa geométrica del modelo discreto es una exponenciación:

$$r = e^{(b-c)}. \quad (1.8)$$

1.4. Crecimiento limitado

Verhulst, en el siglo XIX, propuso un mecanismo de autolimitación para evitar el crecimiento ilimitado de los modelos lineales. El mecanismo de limitación debe actuar más cuando la población sea más grande, ya que los individuos de una población deben competir por recursos limitados (o de crecimiento, a lo sumo, lineal). La competencia puede ser directa o indirecta, mediada por ejemplo por la propia escasez de los recursos. El concepto de crecimiento limitado se aplica también a nivel celular y molecular.

El modelo más sencillo supone que la tasa de crecimiento decae linealmente con la población:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right). \quad (1.9)$$

La constante K se llama “carrying capacity” y caracteriza al medio. La evolución temporal característica es una curva en forma de S llamada curva logística o sigmoidea, que da su nombre al modelo.

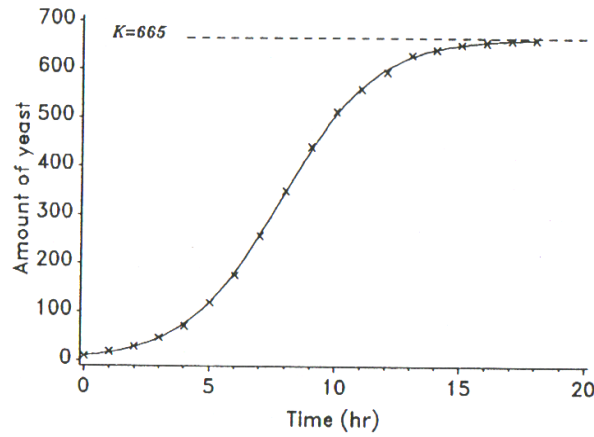
El modelo logístico (3.1) tiene dos equilibrios: $N = 0$ y $N = K$ (que se obtienen poniendo la derivada temporal igual a cero en (3.1) y despejando N). $N = 0$ es linealmente inestable, y $N = K$ es linealmente estable. No existen otros equilibrios, de manera que cualquier población positiva evoluciona alejándose del cero y acercándose asintóticamente a K . Es muy fácil analizar esto haciendo un análisis de estabilidad lineal del sistema. Digamos que N^* es un equilibrio, y que la población difiere de este valor en una cantidad pequeña n . Es decir: $N = N^* + n$. Como el equilibrio no depende del tiempo, tenemos también que $\dot{N} = \dot{n}$. Entonces, en (3.1), tenemos:

$$\dot{n} = r(N^* + n) \left(1 - \frac{N^*}{K} - \frac{n}{K}\right) = \quad (1.10)$$

$$= \underbrace{rN^* \left(1 - \frac{N^*}{K}\right)}_{=0} + rn \left(1 - 2\frac{N^*}{K}\right) + o(n^2) \quad (1.11)$$

$$\Rightarrow \dot{n} = r \left(1 - 2 \frac{N^*}{K} \right) n, \quad (1.12)$$

donde vemos que el paréntesis puede ser mayor o menor que cero: si $N^* = 0$ el paréntesis es > 0 y la evolución de n resulta una exponencial creciente (de manera que n crece y la población se aleja de N^* , es decir es un equilibrio inestable). Por otro lado, si $N^* = K$ el paréntesis es < 0 , de modo que la evolución de n es *decreciente*, con lo cual las poblaciones se acercan a $N^* = K$.



El modelo tiene dos parámetros, r y K . K es una medida del tamaño en equilibrio y r es una medida de la dinámica: $1/r$ es una escala temporal característica de la respuesta del modelo a un cambio de la población (ver que en el análisis lineal, la evolución de la perturbación está sólo determinada por r , y no por K). Este tipo de caracterización por parámetros dinámicos y de equilibrio es típica de todos los modelos de población.

El modelo logístico se puede integrar exactamente¹:

$$N(t) = \frac{N(0)Ke^{rt}}{K + N(0)(e^{rt} - 1)} \xrightarrow{t \rightarrow \infty} K. \quad (1.13)$$

Es importante recordar que el modelo logístico es una especie de metáfora de un sistema que posee un mecanismo limitador de la sobrepoblación. Sería incorrecto tomarlo literalmente como una explicación de los mecanismos responsables de tal limitación. Es decir: dada una población en un ambiente, no existe un ser sobrenatural que diga “La capacidad de acarreo de este

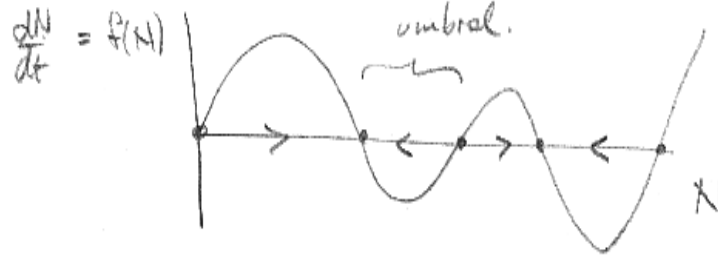
¹Hacer el cambio de variable $y = 1/N$, con lo cual la ecuación se transforma en $\dot{y} = r(1 - y)$ que es lineal. Haciendo $z = 1 - y$ se obtiene fácilmente $z(t) = z_0 e^{-rt}$ de donde se obtiene $N(t)$.

ambiente es tal.” Más bien, mecanismos subyacentes producen la limitación de la población, y nosotros caracterizamos esto con un solo parámetro: K .

En general, podemos modelar la evolución de una población mediante:

$$\frac{dN}{dt} = f(N), \quad (1.14)$$

donde $f(N)$ es una función en general no lineal de N , que puede dar lugar a la existencia de más de dos equilibrios (como el logístico), estables o inestables.



1.5. Modelos con demora

En el modelo logístico que acabamos de ver, la tasa de crecimiento actúa instantáneamente en la población. En sistemas reales, el tiempo para llegar a la madurez o el período de gestación pueden introducir un “delay” entre el crecimiento de la población y el efecto limitante. Podemos modelar este fenómeno mediante una ecuación no local en el tiempo, por ejemplo:

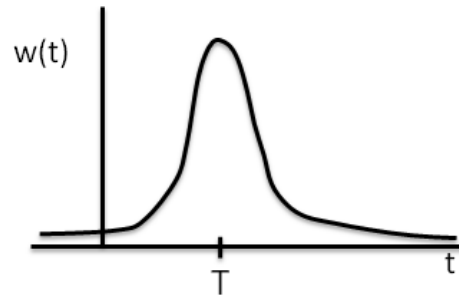
$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left[1 - \frac{N(t-T)}{K} \right]. \quad (1.15)$$

Es decir, el efecto limitante es tal que el crecimiento de la población es cero cuando la población alcanzó el valor K a un tiempo T anterior.

Alternativamente, se puede plantear una versión más completa de (1.15) mediante una ecuación íntegro-diferencial:

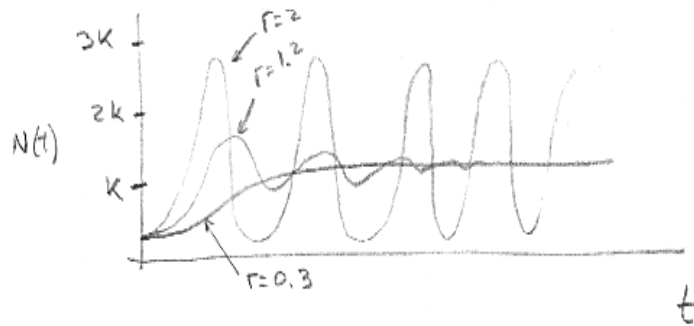
$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left[1 - \frac{1}{K} \int_{-\infty}^t w(t-s)N(s)ds \right], \quad (1.16)$$

donde $w(s)$ es un núcleo de convolución que pesa las poblaciones a tiempos anteriores y nos dice cuánto afectan a la población actual. Típicamente, $w(t)$ tendrá una forma:



Si $w(t)$ es estrecha alrededor de T y la aproximamos por una delta de Dirac $w(t) = \delta(t - T)$, entonces (1.15) se reduce a (1.16).

Las ecuaciones de este tipo en general no se pueden resolver analíticamente, y hay que resolverlas numéricamente. Un caso característico sería:



Tenemos $T = 1$, $K = 10$, y $r = 0,3$, $1,2$ y $2,0$, con $N(t) = 2$ para $-1 < t \leq 0$. Para r chico la población tiende monótonamente a K , pero para r más grande tenemos, primero, oscilaciones amortiguadas, y luego oscilaciones sostenidas como en un ciclo límite. Esto es posible porque el delay permite que la población pase por encima de K antes de sentir el efecto limitante y empezar a bajar, y luego pase por debajo de K antes de empezar a subir. El ciclo límite es estable, y su período es del orden de $4T$. La amplitud depende de r .

$0 < rT < e^{-1}$	monótono
$e^{-1} < rT < \pi/2$	oscilatorio amortiguado
$\pi/2 < rT$	ciclo límite

Ejercicio: resolver numéricamente y explorar los tres regímenes.

Se suele caracterizar la dinámica con un *tiempo característico de retorno* $T_R = 1/r$, que es el tiempo que la población, creciendo exponencialmente a

tasa r , requiere para crecer en un factor e . Si T es largo comparado con T_R , la población tenderá a oscilar.

Modelos de este tipo han sido usados con éxito para analizar verdaderas oscilaciones en poblaciones de animales: ratones, lemmings, pájaros, moscardones (Murray, p. 10, relata un experimento con moscardones).

Es importante recordar que ecuaciones para una sola población *sin* delay *no pueden* exhibir oscilaciones. Sin embargo, sistemas de dos poblaciones en interacción pueden tener un ciclo límite u oscilaciones sin necesidad de delay. No todas las poblaciones periódicas se pueden tratar tan sencillamente.

1.5.1. Análisis lineal de la aparición de un ciclo límite

(Murray 1.4)

Repetimos la ecuación logística con delay:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left[1 - \frac{N(t-T)}{K} \right]. \quad (1.17)$$

Hacemos la adimensionalización:

$$N^* = N/K, \quad (1.18)$$

$$t^* = rt, \quad (1.19)$$

$$T^* = rT, \quad (1.20)$$

con lo cual (sin poner los asteriscos):

$$\frac{dN}{dt} = N(t)[1 - N(t-T)]. \quad (1.21)$$

$N = 0$ es obviamente inestable. Linealizamos alrededor de $N = 1$:

$$N(t) = 1 + n(t), \quad (1.22)$$

$$\Rightarrow \frac{dN}{dt} = \frac{dn}{dt} = (1 + n(t))[1 - 1 - n(t-T)], \quad (1.23)$$

$$\Rightarrow \frac{dn}{dt} \simeq -n(t-T). \quad (1.24)$$

Proponemos soluciones exponenciales:

$$n(t) = ce^{\lambda t}, \quad (1.25)$$

$$\Rightarrow c\lambda e^{\lambda t} = -ce^{\lambda(t-T)}, \quad (1.26)$$

$$\Rightarrow \lambda = -e^{-\lambda T}. \quad (1.27)$$

La Ec. (1.27) no es fácil de resolver. Es una generalización del logaritmo, de la cual se conocen muchas propiedades, por supuesto. Existen infinitas soluciones complejas. Sea $\lambda = \mu + i\omega$:

$$\mu + i\omega = -e^{-(\mu+i\omega)T}, \quad (1.28)$$

$$\Rightarrow \mu = -e^{-\mu T} \cos \omega T, \quad (1.29a)$$

$$\omega = e^{-\mu T} \sin \omega T, \quad (1.29b)$$

Consideremos primero que λ sea real, $\Rightarrow \omega = 0 \Rightarrow$ en (1.29a) tenemos:

$$\mu = -e^{\mu T} < 0 \quad \forall T. \quad (1.30)$$

Así que $\mu < 0$, y el equilibrio es estable.

Por otro lado, si λ no es real, $\Rightarrow \omega \neq 0$, digamos $\omega > 0$ sin pérdida de generalidad. ¿Pasa μ de ser negativo (estabilidad) a positivo (inestabilidad)? ¿A qué valor de T ? En (1.29), que define $\mu(T)$ y $\omega(T)$, queremos encontrar el valor de T que hace pasar a μ de negativo a positivo. Si T crece desde cero (modelo sin delay, con estabilidad del punto fijo), la primera ecuación (1.29a) dice que $\mu < 0$ requiere que $\omega T < \pi/2$ (por el signo menos y la exponencial). La parte real μ se anula por primera vez en $\omega T = \pi/2$. Y si $\mu = 0$, la segunda ecuación da $\omega = 1$ cuando $\omega T = \pi/2$. Por lo tanto, el valor crítico resulta $T_c = \pi/2$.

Volviendo a cantidades dimensionales:

$N = K$ es estable si $0 < rT < \pi/2$.

$N = K$ es inestable si $\pi/2 < rT$.

$rT = \pi/2$ es un punto de bifurcación, con parámetro de control T . Decimos $T_c = \pi/2r$.

Podemos estimar el período de las oscilaciones de la siguiente manera (de nuevo adimensional, o $r = 1$):

$$T = T_c + \epsilon = \pi/2 + \epsilon, \quad 0 < \epsilon \ll 1. \quad (1.31)$$

cuando $T = T_c = \pi/2$ la solución más inestable, la que tiene $\text{Re}\lambda$ más grande, es la que tiene $\mu = 0$ cuando $T = \pi/2 \Rightarrow$ por (3.3) que $0 = \cos \omega \pi/2 \Rightarrow \omega = 1$. Cuando T sea un poquito más grande, proponemos que el autovalor sea parecido a $0 + i$:

$$\begin{aligned} \mu &= \delta, & 0 < \delta \ll 1, \\ \omega &= 1 + \sigma, & 0 < |\sigma| \ll 1. \end{aligned} \quad (1.32)$$

Ponemos (1.32) en (1.29):

$$1 + \sigma = e^{-\delta T} \sin[(1 + \sigma)T], \quad (1.33)$$

$$1 + \sigma = e^{-\delta(\pi/2+\epsilon)} \sin[(1 + \sigma)(\pi/2 + \epsilon)]. \quad (1.34)$$

Desarrollamos y a primer orden se obtiene

$$\sigma \approx -\frac{\pi\delta}{2}. \quad (1.35)$$

Y de:

$$\delta = -e^{-\delta(\pi/2+\epsilon)} \cos[(1 + \sigma)(\pi/2 + \epsilon)] \quad (1.36)$$

a primer orden tenemos:

$$\delta \approx \epsilon + \frac{\pi\sigma}{2}. \quad (1.37)$$

Resolviendo (1.35) y (1.37) tenemos (reemplazar y despejar):

$$\delta \approx \frac{\epsilon}{1 + \frac{\pi^2}{4}}, \quad (1.38)$$

$$\sigma \approx -\frac{\epsilon\pi}{2(1 + \frac{\pi^2}{4})}. \quad (1.39)$$

Por lo tanto, cerca de la bifurcación, tenemos la solución aproximada:

$$N(t) = 1 + n(t) = 1 + \operatorname{Re} [c e^{\delta t + i(1+\sigma)t}] , \quad (1.40)$$

$$\Rightarrow N(t) \approx 1 + \operatorname{Re} \left[c e^{\frac{\epsilon t}{1+\pi^2/4}} e^{it \left[1 - \frac{\epsilon\pi}{2(1+\pi^2/4)} \right]} \right] , \quad (1.41)$$

a primer orden $o(\epsilon)$. La inestabilidad del equilibrio, por lo tanto, es por oscilaciones de período

$$\frac{2\pi}{1 - \frac{\epsilon\pi}{2(1+\pi^2/4)}} \approx 2\pi. \quad (1.42)$$

Es decir, $2\pi/r$ con dimensiones. Además $rT \approx \pi/2 \Rightarrow$ el período de oscilación es $4T$.

Ejercicio: verificar la validez de esta aproximación comparando con soluciones numéricas.

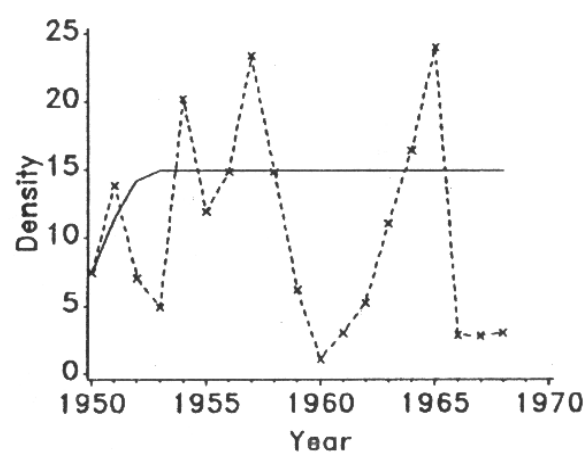
1.6. Modelo logístico en tiempo discreto

En tiempo discreto el modelo logístico se convierte en el mapeo logístico:

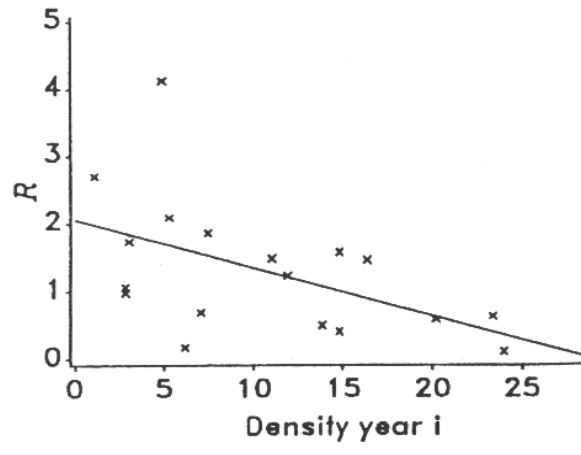
$$N(t+1) = RN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right). \quad (1.43)$$

Este mapeo presenta una secuencia infinita de bifurcaciones de duplicación de período, seguidas de un comportamiento caótico a $R > 3,57\dots$. (Detalles de esta dinámica están en el apunte de mapeo logístico.) Pero vamos a analizar un caso que es ilustrativo.

La polilla *Opterophtera brumata* es un insecto de ciclo de vida anual que apesta principalmente el roble europeo *Quercus robur*. Los adultos emergen del suelo debajo de los robles en noviembre y diciembre y las hembras, después de aparearse, trepan a los árboles para poner los huevos, y luego mueren durante el invierno. Los huevos eclosionan cuando el roble está brotando en primavera, y las larvas se alimentan de las hojas. En mayo están crecidas y se dejan caer mediante hilos de seda hasta el suelo, donde forman pupas que allí permanecen hasta emerger como adultos en el invierno siguiente. Varley y Gradwell (1968) estimaron la población invernal en Wytham Woods poniendo trampas en los troncos para capturar a las hembras. Durante un período de 19 años el comportamiento fue el siguiente ([2], p. 42):



La población fluctúa año a año y no parece haber una tendencia definida. ¿Es posible que la población obedezca a un mapeo logístico en régimen caótico? Graficando el factor de crecimiento de la población año a año en función de la población se ve un comportamiento complicado, pero claramente decreciente:



Ajustando $R(N)$ con una recta podemos escribir el modelo como:

$$N(t+1) = 2,05N(t) \left(1 - \frac{N(t)}{29,1}\right). \quad (1.44)$$

Para estos valores de $R = 2,05$ el modelo se encuentra aún por debajo de la primera bifurcación a período 2, que ocurre a $R_0 = 3$. Moraleja: a veces el modelo más ingenuo no es suficiente. De hecho, el modelo logístico se basa en que la limitación de la población es proporcional a la población misma (el efecto de la competencia). Sin embargo, en este caso, se ha observado que la principal causa de la variación anual es la mortalidad durante el invierno, y que esta no depende de la población sino de factores externos como el tiempo y la depredación. La mortalidad de las pupas por depredación, además, depende de la población adulta anterior, y debe ser incluida en la representación. Volveremos sobre este sistema más adelante.

1.7. Crecimiento de organismos

La coordinación que existe entre las células que forman un organismo hace que el fenómeno de crecimiento sea a veces muy diferente que el de una población, aun de una población de células in vitro. Uno de los modelos pioneros en este campo es el de von Bertalanffy (biólogo austríaco, 1901-1972). La idea es expresar el crecimiento como el resultado neto de procesos anabólicos (síntesis de sustancias complejas) y catabólicos (descomposición de sustancias complejas en sustancias más simples, en general con liberación de energía). Para esto, se supone que el aumento de peso es proporcional a la superficie del organismo (ya que se necesita absorber material del entorno)

mientras que la pérdida de peso es proporcional al volumen del organismo (porque el metabolismo ocurre en todo el volumen). Es decir:

$$\frac{dW}{dt} = hS(t) - cW(t). \quad (1.45)$$

Ahora es necesario especificar la relación entre peso (volumen) W y área S , que podría ser no trivial. Pero consideremos sólo animales euclídeos, típicamente esféricos:

$$S = aL^2, \quad W = bL^3. \quad (1.46)$$

Queda:

$$\frac{dbL^3}{dt} = haL^2 - cbL^3, \quad (1.47)$$

$$\Rightarrow \frac{dL}{dt} = \frac{ha}{3b} - \frac{c}{3}L. \quad (1.48)$$

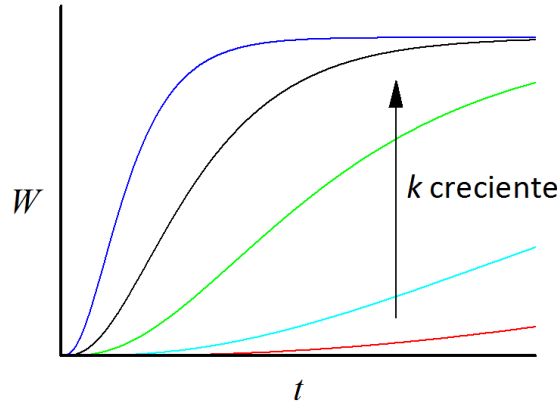
Es decir, hay un crecimiento exponencial de la longitud, con una longitud máxima $L_{\max} = ha/cb$ con la cual podemos escribir:

$$\frac{dL}{dt} = k(L_{\max} - L), \quad (1.49)$$

donde k es un tercio del ritmo catabólico.

La solución es muy sencilla, y en términos del peso da:

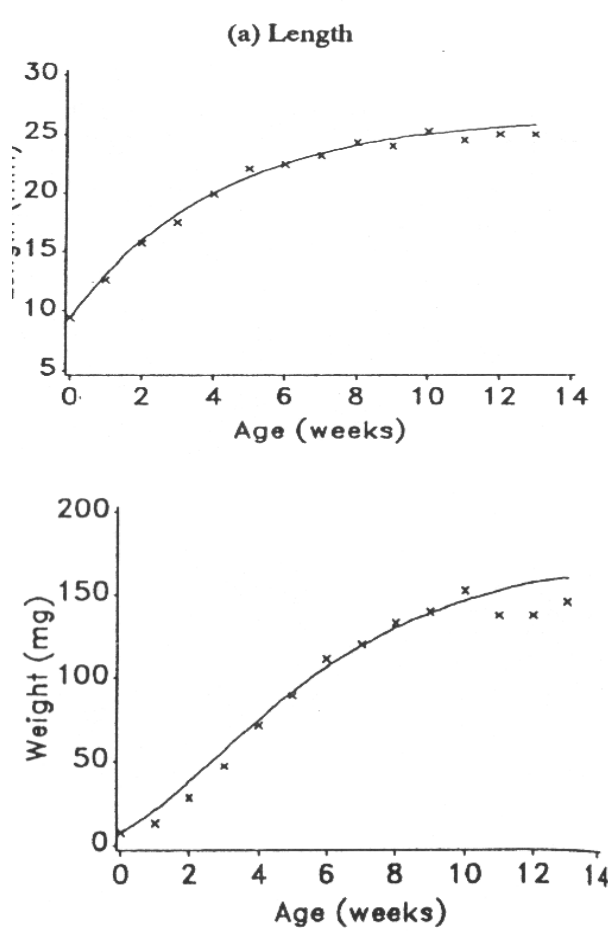
$$W(t) = W_{\max}(1 - Ae^{-kt})^3. \quad (1.50)$$



El comportamiento es también sigmoideo, con un punto de inflexión cuando el organismo ha alcanzado $W \approx 0,3W_{\max}$.

Von Bertalanffy aplicó este modelo al pez *Lebistes reticulatus*, conocido de todos los acuaristas por su facilidad de reproducción y por ser vivíparos,

naciendo ya con la forma de los adultos. El resultado es un excelente acuerdo, con una velocidad de crecimiento máxima de 18,7 mg/semana, cuando el pez pesa 52 mg.



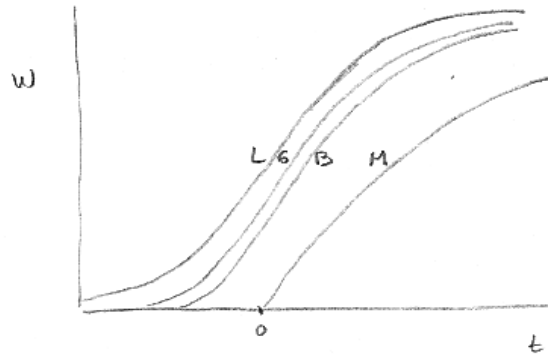
Existen por supuesto generalizaciones del modelo de von Bertalanffy. Un modelo más flexible, propuesto por Richards, está dado por:

$$\frac{dW}{dt} = \frac{kW}{1-m} \left[\left(\frac{W_{max}}{W} \right)^{1-m} - 1 \right], \quad (1.51)$$

con un parámetro m que define una familia de modelos:

- $m = 0$ da un crecimiento sin inflexión (como la longitud en el modelo de v.B.).
- $m = 2/3$ da el modelo de von Bertalanffy.

- $m = 1$ (modelo de Gompertz), entendido como un límite, da una tasa de crecimiento que decae con el logaritmo de W . La inflexión ocurre a $0,37W_{max}$.
- $m = 2$ da un modelo logístico o autocatalítico, en el que la tasa de crecimiento decae linealmente con W . La inflexión ocurre a $0,5W_{max}$.



Las curvas son muy parecidas, y puede ser difícil distinguirlas si se disponen datos en un rango estrecho. En un estudio de cientos de especies de mamíferos en los 80's se mostró que los modelos de Gompertz y de von Bertalanffy describían los datos igualmente bien. (Aplicación al melón, $m \rightarrow 2$ mayor competencia por menor temperatura.)

1.8. Modelos de población con componentes estocásticas

Por diversas razones, un modelo estocástico puede ser preferible a uno determinista para el modelado de poblaciones realistas. Por un lado, puede existir una *estocasticidad demográfica*, debida a que la población está compuesta por un número finito de individuos, sujetos a eventos aleatorios. Sus efectos pueden ser relevantes en poblaciones pequeñas debido al riesgo de extinción. Por otro lado, existe siempre una *aleatoriedad del muestreo*, ya que las poblaciones se estiman mediante muestreos al azar, sujetos a errores de medición. Finalmente, existe una *aleatoriedad ambiental*, ya que factores externos como el clima, que afectan a las poblaciones, son inherentemente aleatorios.

Modelos estocásticos pueden plantearse en forma continua o discreta, pero aquí usaremos sólo unos pocos ejemplos discretos por sencillez.

Ejemplo. Si en una población cada individuo tiene una probabilidad 0.5 de sobrevivir hasta el próximo año, la población de sobrevivientes es una

distribución binomial de media $0,5N$ y desviación estándar $0,5\sqrt{N}$. Es decir, la magnitud relativa de las fluctuaciones de población son $\sim \sqrt{N}/N \sim N^{-1/2}$. Poblaciones pequeñas están sujetas a fluctuaciones grandes y corren riesgo de extinción. En efecto, si $N = 5$ la probabilidad de que mueran todos en el primer año es $1/32 = 0,03$, que no es despreciable. En cambio, si $N = 1000$, la probabilidad es mucho menor.

Ejemplo y ejercicio. Suponga una especie anual, por ejemplo un insecto, en la que cada individuo produce r descendientes y luego muere. La población evoluciona de acuerdo a:

$$N(t+1) = rN(t). \quad (1.52)$$

Simule el sistema suponiendo que r obedece a una distribución de Poisson con media 1,7, comenzando con un solo individuo, y observe lo que pasa. (Poisson, $P_N = a^N/N!e^{-a}$.)

La variabilidad aleatoria del ambiente afecta estocásticamente a la población *aun afectando a cada individuo por igual* (y siendo así independiente del tamaño de la población). A la larga, sus efectos suelen ser más importantes que los de la estocasticidad demográfica: aun una población grande, bien adaptada a un entorno constante, puede ser vulnerable cuando las condiciones ambientales cambien. Vamos a ver un par de ejemplos de modelos posibles.

Ejemplo 1. Una especie anual se modela con un crecimiento exponencial donde la tasa depende del tiempo:

$$N(t+1) = R(t)N(t). \quad (1.53)$$

Supongamos que

$$R(t) = R\delta(t), \quad (1.54)$$

donde R es una tasa media y $\delta(t)$ una parte estocástica que varía año a año. Tenemos:

$$N(t+1) = RN(t)\delta(t), \quad (1.55)$$

$$\Rightarrow \ln N(t+1) = \ln R + \ln N + \ln \delta(t). \quad (1.56)$$

Vemos que el logaritmo de la población hace un random walk, descrito por el ruido aditivo $\ln \delta(t) = \epsilon(t)$.

Ejercicio. Resuelva un par de casos, suponiendo por ejemplo que $\epsilon(t)$ tiene distribución normal con varianza σ , y compare con el modelo con estocasticidad demográfica. Observe las diferencias, en particular lo que ocurre con poblaciones grandes y chicas.

Un modelo como este suele ser irreal a tiempos largos, ya que el random walk en dimensión 1 eventualmente produce la extinción. (Observado por May.)

En Ref. [2], pp. 143-146 hay un modelo más detallado para la polilla de Wyntam Woods.

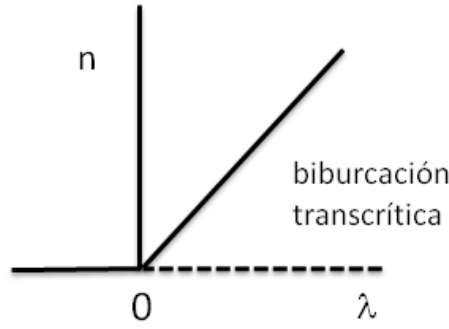
Ejemplo 2. Modelo logístico con perturbaciones aleatorias. Ref. [2] pp. 146 ff, modelo de desastres.

Ejemplo 3. Transiciones inducidas por ruido.

Consideremos un modelo logístico normalizado:

$$\frac{dn}{dt} = \lambda n - n^2 \quad (1.57)$$

que tiene el siguiente diagrama de bifurcación:



donde una rama nueva surge a $\lambda = 0$ de una manera continua pero no diferenciable: una transición de fase de segundo orden.

La solución exacta de (1.57) es:

$$n(t) = n_0 \frac{e^{\lambda t}}{1 + n_0 \frac{e^{\lambda t} - 1}{\lambda}}, \quad (1.58)$$

caracterizada por un tiempo macroscópico $\tau_m = 1/\lambda$.

Consideremos que las variaciones del ambiente afectan a λ de manera aleatoria, con fluctuaciones rápidas comparadas con τ_m . Escribimos

$$\lambda(t) = \lambda + \sigma \xi(t), \quad (1.59)$$

donde λ es un valor medio, $\xi(t)$ es un ruido blanco gaussiano y σ su intensidad. En lugar de la Ec. (1.57) tenemos una ecuación diferencial estocástica:

$$dn(t) = (\lambda n(t) - n^2)dt + \sigma n(t)dW(t), \quad (1.60)$$

$$\equiv f(n(t))dt + \sigma g(n(t))dW(t), \quad (1.61)$$

donde $W(t)$ es un proceso de Wiener. O, alternativamente, la ecuación de Langevin:

$$\frac{dn(t)}{dt} = \lambda n - n^2 + \sigma n \xi(t), \quad (1.62)$$

$$\equiv f(n) + g(n)\xi(t). \quad (1.63)$$

Observemos que el hecho de haber introducido un ruido en uno de los parámetros del sistema hace que la propia variable dinámica deje de ser analítica. En lugar de obedecer una ecuación diferencial ordinaria, tenemos ahora que $n(t)$ está descrita por una ecuación diferencial estocástica. Esto tiene consecuencias inmediatas:

- La propia variable $n(t)$ es ahora un proceso estocástico.
- Realizaciones individuales de $\xi(t)$ (simuladas en la computadora, por ejemplo, o en réplicas de un sistema en el campo) producirán distintas realizaciones de $n(t)$.
- El estado del sistema ya no está especificado por $n(t)$, sino por $p(n, t)$: la *distribución de probabilidad* de $n(t)$.
- La evolución del sistema estará descrita por una ecuación de evolución para esta distribución de probabilidad.

La ecuación de Langevin (1.62) o su equivalente corresponde a un problema con ruido multiplicativo. Ambas formulaciones pueden convertirse en un proceso difusivo, de acuerdo a una de las interpretaciones (Ito o Stratonovich) descritas por una ecuación de Fokker-Planck. Sigamos el razonamiento con la interpretación de Ito por sencillez:

$$\frac{\partial p(n, t)}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial n}[f(n)p(n, t)] + \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial n^2}[g^2(n)p(n, t)], \quad (1.64)$$

$$\equiv -\frac{\partial}{\partial n}[(\lambda n - n^2)p(n, t)] + \frac{\sigma^2}{2} \frac{\partial^2}{\partial n^2}[n^2 p(n, t)]. \quad (1.65)$$

El espacio de fases es la semirrecta $[0, \infty)$, así que la solución de la Ec. (1.65) debe ser buscada con adecuadas condiciones de contorno en 0 y en ∞ . En este caso, estos resultan ser fronteras naturales, es decir que, aun a $t \rightarrow \infty$, la probabilidad de que el sistema los alcance es cero. Existen unas condiciones para verificar esto, dependiendo de f y g (Ref. [3], p. 124). Resulta que ∞ es frontera natural: la probabilidad de una “explosión” es cero $\forall \lambda$ y σ . Mientras tanto, 0 es una frontera natural si $\lambda > \sigma^2/2$ (Ito) y

si $\lambda > 0$ (Stratonovich). Si no se cumple esta condición, el 0 se convierte en una frontera atrayente. (Obviamente, acá tenemos siempre el problema del sistema continuo y la proximidad al cero.) Con fronteras naturales, no necesitamos imponer condiciones de contorno para resolver la Ec. (1.65), lo cual simplifica bastante la discusión.

Procedemos entonces a calcular la solución estacionaria de la ecuación de Fokker-Planck:

$$p_s(n) = \frac{N}{g^2(n)} \exp \left[\frac{2}{\sigma^2} \int^n \frac{f(x)}{g^2(x)} dx \right], \quad (1.66)$$

que resulta:

$$p_s(n) = N n^{\frac{2\lambda}{\sigma^2}-2} e^{-\frac{2n}{\sigma^2}} \quad (\text{Ito}). \quad (1.67)$$

Esta resulta integrable en $[0, \infty)$, es decir la solución estacionaria existe, sólo si:

$$\frac{2\lambda}{\sigma^2} - 2 + 1 > 0 \quad (\text{Ito}) \quad (1.68)$$

$$\Rightarrow \lambda > \frac{\sigma^2}{2} \quad (\text{Ito}) \quad (1.69)$$

Que coincide con la condición para que $n = 0$ sea frontera natural. La norma es:

$$N^{-1} = \left[\left(\frac{2}{\sigma^2} \right)^{\frac{2\lambda}{\sigma^2}-1} \right]^{-1} \Gamma \left(\frac{2\lambda}{\sigma^2} - 1 \right) \quad (\text{Ito}). \quad (1.70)$$

Si no se cumple la Ec. (1.69), es decir si $n = 0$ no es frontera natural, entonces $n = 0$ es no sólo una frontera atrayente sino un punto estacionario, ya que $f(0) = g(0) = 0$. Por lo tanto, la probabilidad estacionaria se concentra toda en $n = 0$. Es decir, la solución completa es:

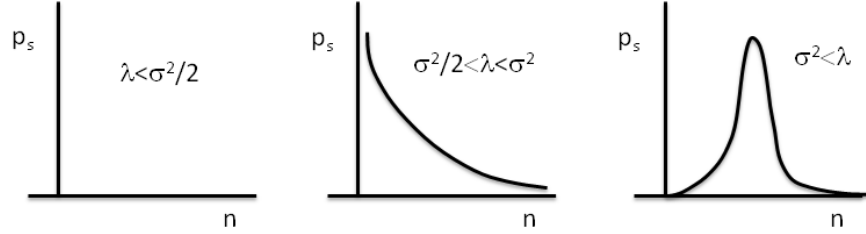
$$p_s(n) = \delta(n) \quad \text{si } \lambda < \sigma^2/2, \quad (1.71)$$

$$p_s(n) = p_s(n) = N n^{\frac{2\lambda}{\sigma^2}-2} e^{-\frac{2n}{\sigma^2}} \quad \text{si } \lambda > \sigma^2/2. \quad (1.72)$$

Ahora bien, para comparar este resultado con el correspondiente al sistema determinista, podemos estudiar la posición de los máximos de $p_s(n)$, que podemos identificar con estados macroscópicos de la población y con el parámetro de orden de la transición de segundo orden. El resultado (es fácil obtenerlo, dibujando o derivando) es:

$$\begin{aligned} n_1 &= 0 & \text{si } 0 < \lambda < \sigma^2, \\ n_2 &= \lambda - \sigma^2 & \text{si } \sigma^2 < \lambda. \end{aligned} \quad (1.73)$$

Ha ocurrido algo extraordinario. El modelo con ruido tiene no una sino dos transiciones. Una a $\lambda = \sigma^2/2$ y otra a $\lambda = \sigma^2$ (Ito). Esta última corresponde a un cambio abrupto en la densidad de probabilidad, con el máximo en un valor no nulo de la población:



En definitiva: el sistema puede sufrir una transición de fase manteniendo el mismo estado medio en el ambiente, y variando sólo la intensidad de sus fluctuaciones. Esto se llama una *transición de fase inducida por ruido*. Existen situaciones aun más dramáticas, en las que el ruido produce una transición donde el sistema sin ruido no la tenía.

1.8.1. Suplemento: generalidades sobre ecuaciones estocásticas

En cuanto a las soluciones de la ecuación estocástica:

$$\dot{x} = f(x)\sigma\xi(t) \quad (1.74)$$

podemos decir que la solución no se puede dar explícitamente, ya que $\xi(t)$ es una secuencia de impulsos al azar. Además, cada realización produce un $x(t)$ distinto. Lo que tiene sentido es la solución $P(x, t)$, que es la densidad de probabilidad.

Cada $\xi(t)$ determina $x(t)$, pero como los valores de ξ a diferentes tiempos no están correlacionados, $x(t)$ es estocástico. Entonces, obedece una ecuación maestra, y finalmente se obtiene:

$$\frac{\partial P}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x}f(x) + \frac{\sigma}{2} \frac{\partial^2 P}{\partial x^2}. \quad (1.75)$$

Todo esto tiene su origen en el trabajo de Langevin sobre el movimiento Browniano:

$$\dot{v} = -\gamma v + \xi(t) \quad (1.76)$$

que supone que

$$\langle \xi(t) \rangle = 0 \quad (1.77)$$

$$\langle \xi(t)\xi(t') \rangle = \delta(t - t') \quad (1.78)$$

que define los dos primeros momentos de $\xi(t)$ (que es todo lo que se necesita si es gaussiano).

FPE = Smoluchovski equation = second Kolmogorov equation = generalized differential equation.

Transport term = convection term = drift term

Diffusion term = fluctuation term

FPE es una ecuación maestra donde W es de segundo orden.

$$\dot{x}(t) = f(x(t)) + \sigma g(x(t))\xi(t) \quad (1.79)$$

$\xi(t)$ derivada del proceso de Wiener $W(t)$

$$dx(t) = f(x(t))dt + \sigma g(x(t))dW(t) \quad (1.80)$$

$\xi(t)$ es una secuencia aleatoria de deltas. Cada delta produce un salto en $x(t)$. Así que el valor de $x(t)$ está indeterminado hasta el momento en que llega la delta. Entonces $g(x(t))$ está también indeterminado, y la ecuación no tiene sentido. Uno no sabe si evaluar g en el valor de x antes del salto, o después del salto, o en el medio.

Ito: antes del salto:

$$x(t+dt) - x(t) = f(x(t))dt + \sigma g(x(t)) \int_t^{t+dt} \xi(t')dt'. \quad (1.81)$$

Con esto sale:

$$\frac{\partial P}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x}f(x)P + \frac{\sigma}{2}\frac{\partial^2}{\partial x^2}g^2(x)P. \quad (1.82)$$

Stratonovich: en medio del salto:

$$x(t+dt) - x(t) = f(x(t))dt + \sigma g\left(\frac{x(t) + x(t+dt)}{2}\right) \int_t^{t+dt} \xi(t')dt'. \quad (1.83)$$

que produce:

$$\frac{\partial P}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x}f(x)P + \frac{\sigma}{2}\frac{\partial}{\partial x}g(x)\frac{\partial}{\partial x}g(x)P. \quad (1.84)$$

Stratonovich es lo que se obtiene si el ruido tiene un tiempo de correlación y se lo hace tender a cero.

Capítulo 2

Poblaciones interactuantes

Los seres vivos no existen en poblaciones aisladas, sino que forman complejos sistemas de poblaciones interactuantes llamados *ecosistemas*, en los cuales hay en general una estructura de red, que puede ser extraordinariamente complicada.

Comencemos estudiando sistemas formados por dos especies en interacción, denotando a sus poblaciones x e y . La evolución, considerando poblaciones continuas y analíticas, como planteamos para los modelos sencillos de una población, puede escribirse en general como un sistema de dos ecuaciones diferenciales acopladas:

$$\frac{dx(t)}{dt} = f(x(t), y(t)), \quad (2.1a)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = g(x(t), y(t)), \quad (2.1b)$$

donde f y g son funciones, en principio, completamente generales y, en general, no lineales en sus variables. Las soluciones de este sistema, con apropiadas condiciones iniciales, son curvas en el plano (x, y) que definen un *flujo*. Estas curvas o trayectorias no se cortan. De hecho su definición paramétrica $dy/dx = g(x, y)/f(x, y)$ muestra que en cada punto su derivada está bien definida, de manera que no pueden cortarse. Excepto, por supuesto, en aquellos puntos en los cuales el cociente g/f no esté bien definido, por ejemplo donde tanto el numerador como el denominador se anulen. Estos puntos son, como veremos de inmediato los equilibrios del sistema. Antes de avanzar observemos que, a pesar de la generalidad de (2.1), es habitual que ambas especies tengan una dinámica propia en ausencia de la interacción, de manera que

podamos escribir:

$$\begin{aligned}\frac{dx(t)}{dt} &= f_1(x(t), y(t)) + f_2(x(t), y(t)), \\ \frac{dy(t)}{dt} &= g_1(x(t), y(t)) + g_2(x(t), y(t)).\end{aligned}$$

Las funciones f_2 y g_2 representan la *interacción* entre las especies o, en la terminología habitual en la física y la matemática, su *acoplamiento*. Obsérvese que ambas pueden contribuir tanto positiva como negativamente a la tasa de crecimiento de las poblaciones, de manera que todas las posibles interacciones y sus combinaciones, beneficiosas o perjudiciales, pueden ser representadas. Es también habitual representar las interacciones como proporcionales a las poblaciones, de manera que el acoplamiento resulta cuadrático en las densidades:

$$\frac{dx(t)}{dt} = f_1(x(t), y(t)) + c_{12}x(t)y(t), \quad (2.2a)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = g_1(x(t), y(t)) + c_{21}x(t)y(t). \quad (2.2b)$$

Recordemos, de todos modos, que mientras (2.1) es completamente general, (2.2) contiene suposiciones adicionales acerca de la *forma* en que las poblaciones se afectan una a la otra.

Sistemas de ecuaciones diferenciales no lineales como (2.1) no pueden ser resueltos por medios analíticos. Su estudio debe abordarse mediante la resolución numérica y el análisis cualitativo de sus soluciones. Definitivamente, lo primero que debe encararse es un análisis de sus equilibrios y de su estabilidad lineal. Por tratarse de una técnica sencilla y de aplicación muy general nos detendremos brevemente en ella, antes de analizar modelos de interacción particulares. En sistemas de dimensión 2 (dos especies), el estudio puede llevarse a cabo por completo de manera analítica sin dificultad.

En primer lugar, observamos que los *equilibrios* del sistema (2.1) son los valores de x e y que satisfacen $\dot{x} = \dot{y} = 0$, es decir:

$$f(x, y) = 0, \quad g(x, y) = 0, \quad (2.3)$$

cada una de las cuales define implícitamente una curva en el espacio (x, y) . Estas curvas se llaman *nulclinas*, y sus intersecciones (donde se satisfacen ambas condiciones simultáneamente) son los equilibrios del sistema, que llamaremos x^* e y^* .

En los equilibrios las derivadas temporales se anulan, y la dinámica se detiene. Son puntos fijos de la dinámica. El comportamiento de las soluciones

en *la proximidad* de los puntos fijos (y no en los puntos fijos mismos) es crucial en la estructura de las soluciones. De manera que estudiaremos el comportamiento de las soluciones en la vecindad de los puntos fijos. A tal fin hacemos el siguiente cambio de variables, que favorece una descripción en la proximidad del punto fijo:

$$x(t) = x^* + \epsilon(t), \quad y(t) = y^* + \eta(t). \quad (2.4)$$

Derivando y reemplazando en (2.1) obtenemos un par de ecuaciones dinámicas para los apartamientos:

$$\dot{\epsilon} = f(x^* + \epsilon, y^* + \eta), \quad (2.5a)$$

$$\dot{\eta} = g(x^* + \epsilon, y^* + \eta). \quad (2.5b)$$

Este sistema es igualmente difícil de resolver que el original. Pero podemos desarrollar las funciones f y g en serie de Taylor alrededor del equilibrio:

$$\dot{\epsilon} = f(x^*, y^*) + \left. \frac{\partial f}{\partial x} \right|_{x^*, y^*} \epsilon + \left. \frac{\partial f}{\partial y} \right|_{x^*, y^*} \eta + o(\epsilon^2, \eta^2, \epsilon\eta), \quad (2.6a)$$

$$\dot{\eta} = g(x^*, y^*) + \left. \frac{\partial g}{\partial x} \right|_{x^*, y^*} \epsilon + \left. \frac{\partial g}{\partial y} \right|_{x^*, y^*} \eta + o(\epsilon^2, \eta^2, \epsilon\eta), \quad (2.6b)$$

donde tanto $f(x^*, y^*)$ como $g(x^*, y^*)$ son nulos (por ser x^*, y^* un equilibrio). Además, si nos importa solamente la dinámica en un vecindario del equilibrio, podemos quedarnos con el primer orden, lineal, del desarrollo, lo cual simplifica considerablemente el análisis. Es decir (simplificando un poco la notación):

$$\dot{\epsilon} = f_x(x^*, y^*)\epsilon + f_y(x^*, y^*)\eta, \quad (2.7a)$$

$$\dot{\eta} = g_x(x^*, y^*)\epsilon + g_y(x^*, y^*)\eta. \quad (2.7b)$$

El sistema (2.7) es lineal de primer orden, de manera que es natural proponer soluciones exponenciales:

$$\epsilon(t) = c_1 e^{\lambda t}, \quad \eta(t) = c_2 e^{\lambda t}, \quad (2.8)$$

con c_1 , c_2 y λ a determinar. Reemplazando en las ecuaciones tenemos:

$$c_1 \lambda e^{\lambda t} = c_1 f_x e^{\lambda t} + c_2 f_y e^{\lambda t}, \quad (2.9a)$$

$$c_2 \lambda e^{\lambda t} = c_1 g_x e^{\lambda t} + c_2 g_y e^{\lambda t}, \quad (2.9b)$$

donde podemos simplificar las exponenciales y finalmente escribir el siguiente sistema algebraico:

$$\begin{pmatrix} f_x & f_y \\ g_x & g_y \end{pmatrix} \begin{pmatrix} c_1 \\ c_2 \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} c_1 \\ c_2 \end{pmatrix}. \quad (2.10)$$

Vemos que la solución del problema diferencial linealizado se reduce a la solución de un problema algebraico de autovalores, lo cual en general es mucho más sencillo. En dos dimensiones puede hacerse explícitamente, ya que los autovalores λ pueden encontrarse sencillamente a partir del polinomio característico:

$$\lambda^2 - \lambda \text{tr} J + \det J, \quad (2.11)$$

donde J es la matriz de las derivadas parciales (el *Jacobiano*) evaluada en el equilibrio, y Tr y \det son su traza y su determinante respectivamente. Si existen dos autovalores distintos las soluciones del sistema lineal serán superposiciones de dos exponenciales, mientras que si los dos autovalores son iguales las soluciones serán de la forma $(c_1 + c_2 t)e^{\lambda t}$.

Una vez que tenemos los autovalores, tanto la estabilidad del equilibrio como la naturaleza del flujo a su alrededor puede analizarse de manera sencilla, ya que no existen muchas posibilidades. Si la parte real de ambos autovalores es negativa, las soluciones se aproximarán exponencialmente al punto fijo, que resulta así *asintóticamente estable*. Si al menos una de las partes reales es positiva, el equilibrio es inestable. Si la parte imaginaria de los autovalores es no nula (ambas, ya que son complejos conjugados), habrá oscilaciones armónicas alrededor del equilibrio. Las posibilidades se resumen convenientemente en la figura 2.1.

Como decíamos, las especies en interacción pueden afectarse de manera beneficiosa o perjudicial. Estas características se reflejan en los modelos dinámicos en la manera en que los términos de acoplamiento afectan las tasas de reproducción. En un modelo del tipo

$$\frac{dx(t)}{dt} = f_1(x(t), y(t)) + c_{12}x(t)y(t), \quad (2.12a)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = g_1(x(t), y(t)) + c_{21}x(t)y(t), \quad (2.12b)$$

son los *signos* de c_{12} y c_{21} los que caracterizan las distintas interacciones. Podemos distinguir tres situaciones típicas: i) La *depredación*, en la que una de las poblaciones crece a expensas de la otra ($c_{12} < 0$ y $c_{21} > 0$ o al revés); ii) la *competencia*, en la que cada población afecta desfavorablemente a la otra ($c_{12} < 0$ y $c_{21} < 0$ o al revés); iii) la *simbiosis* o el *mutualismo*, en el que cada población se beneficia de la otra ($c_{12} > 0$ y $c_{21} > 0$ o al revés). Analizaremos algunas de estas situaciones típicas y sus modelos clásicos.

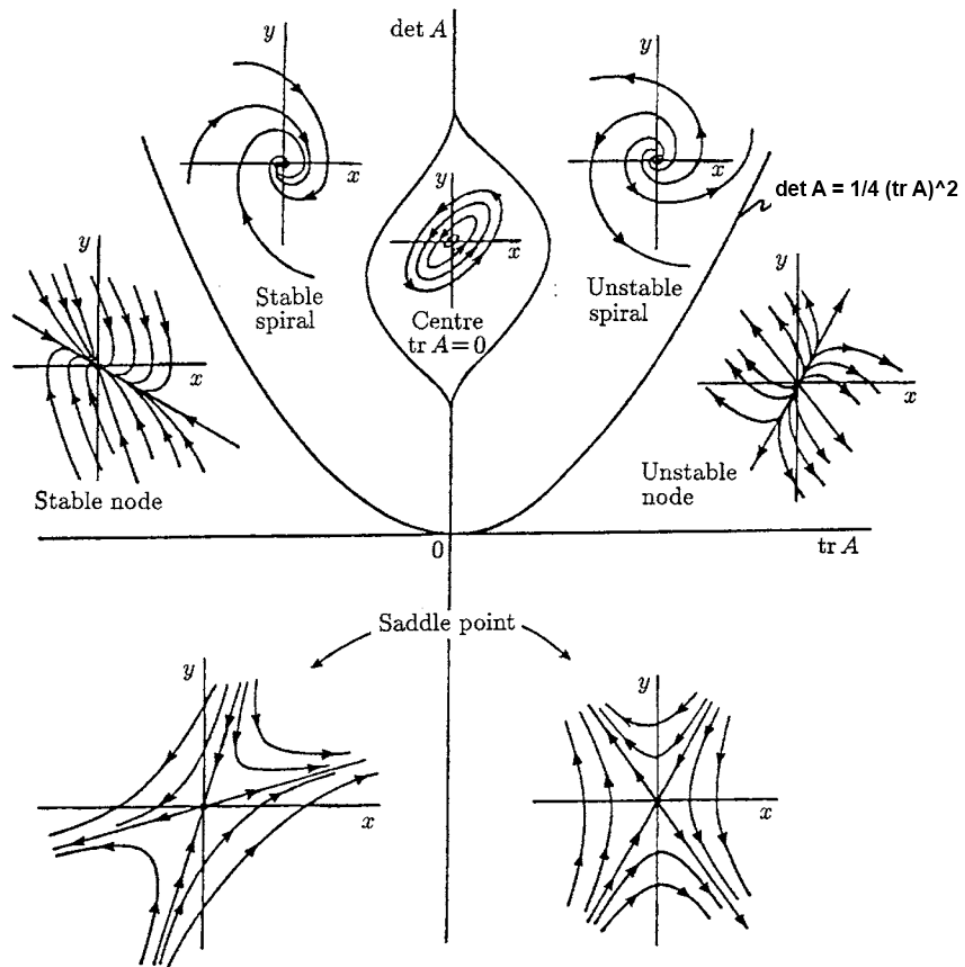


Figura 2.1: En el plano definido por la traza y el determinante de la matriz del sistema linealizado, ésta es la clasificación de los posibles equilibrios de un sistema de dos dimensiones. Los equilibrios estables se encuentran sólo en el cuadrante de arriba a la izquierda. Sobre el eje vertical positivo están los centros, que son *estructuralmente inestables*

2.1. Competencia

Vamos a comenzar con un modelo sencillo de dos especies en competencia, para ilustrar tanto el análisis de estabilidad lineal como un principio general que se observa en la naturaleza.

Supongamos que cada población tiene un comportamiento logístico en ausencia de la otra:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left[1 - \frac{N_1}{K_1} - b_{12} \frac{N_2}{K_1} \right], \quad (2.13a)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left[1 - \frac{N_2}{K_2} - b_{21} \frac{N_1}{K_2} \right], \quad (2.13b)$$

donde b_{12} y b_{21} miden los efectos de la mutua competencia. Adimensionalizamos:

$$\frac{du_1}{dt} = u_1(1 - u_1 - a_{12}u_2) = f_1(u_1, u_2), \quad (2.14a)$$

$$\frac{du_2}{dt} = \rho u_2(1 - u_2 - a_{21}u_1) = f_2(u_1, u_2). \quad (2.14b)$$

Existen tres o cuatro equilibrios, que podemos encontrar graficando las nulclinas $f_1 = 0$ y $f_2 = 0$ en el plano (u_1, u_2) . Es un caso sencillo que podemos tratar analíticamente:

$$f_1 = 0 \Rightarrow 1 - u_1 - a_{12}u_2 = 0 \Rightarrow u_2 = 1/a_{12} - u_1/a_{12}, \quad (2.15)$$

$$f_2 = 0 \Rightarrow 1 - u_2 - a_{21}u_1 = 0 \Rightarrow u_2 = 1 - a_{21}u_1, \quad (2.16)$$

que son, como vemos, rectas. Si se intersectan tendremos equilibrios con poblaciones positivas, además de los equilibrios más obvios en el origen ($u_1 = u_2 = 0$), y en los ejes ($u_1 = 0, u_2 = 1$ y $u_1 = 1, u_2 = 0$). Es decir, tenemos las cuatro situaciones que ilustra la figura 2.1.

Ejercicio: Analizar los rangos de parámetros que corresponden a cada una de las situaciones que se muestran en la figura 2.1. Analizar la estabilidad lineal de los equilibrios en cada una de las situaciones.

El resultado del análisis de estabilidad lineal se muestra en la figura 2.1.

Es decir, en tres de los casos, la coexistencia es imposible. El equilibrio con coexistencia sólo es posible si $a_{12} < 1$ y si $a_{21} < 1$, que en términos dimensionales significa $b_{12}K_2/K_1 < 1$ y $b_{21}K_1/K_2 < 1$. Por ejemplo, si $K_1 \approx K_2$ y la competencia interespecífica no es muy grande, ambas poblaciones se estabilizan en un valor algo más chico que el que tendrían sin la otra.

2. Poblaciones interactuantes

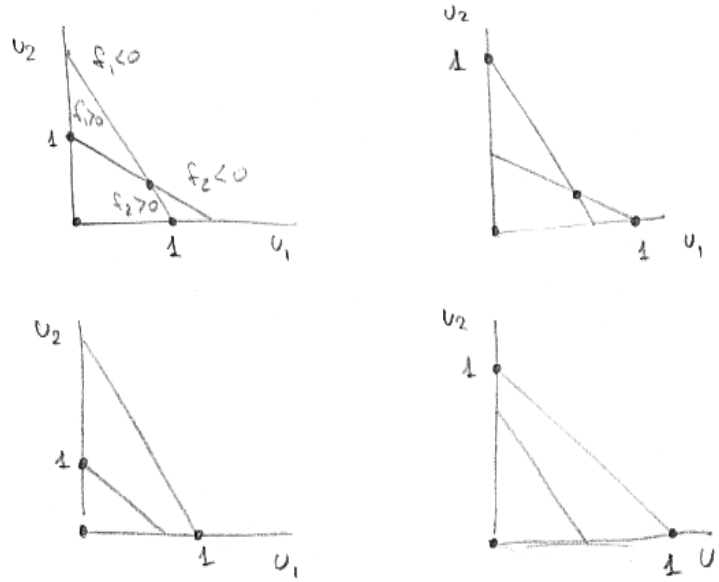


Figura 2.2: Las cuatro posibles estructuras de nulclinas correspondientes al modelo de competencia interespecífica (2.14).

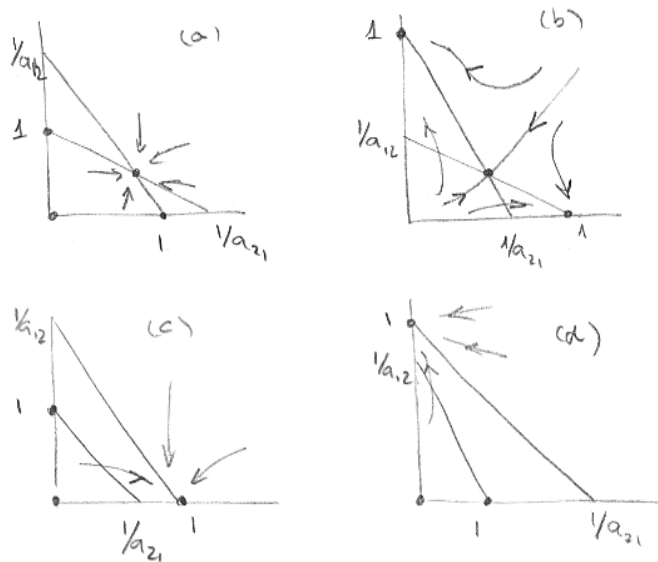


Figura 2.3: Flujos en el modelo de competencia (2.14).

En el caso (b), si $K_1 \approx K_2$, entonces b_{12} y b_{21} no son chicos, y la competencia lleva a una de las especies a la extinción. A cuál de ellas depende de las condiciones iniciales.

Supongamos dos herbívoros, uno grande y uno chico, pastando con igual eficiencia el mismo prado, de modo que $b_{12} \approx b_{21} \approx 1$. Para el grande $K_1 < K_2$, de modo que $a_{12} = b_{12}K_2/K_1 > b_{21}K_1/K_2 = a_{21}$. Entonces $a_{12} > 1$ y $a_{21} < 1 \Rightarrow N_1 \rightarrow 0$, y el animal grande se extingue.

Este fenómeno, en el que dos especies que compiten por un recurso en común, una se extingue, se llama *principio de exclusión competitiva* y es bastante general. Existen sin embargo excepciones interesantes sobre las que han trabajado Kuperman y Wio: si se permite que las poblaciones se muevan difusivamente, dos especies que quietas se excluirían pueden coexistir [4].

Un caso interesante de exclusión competitiva es el de la extinción de *Homo neanderthalensis* (u *Homo sapiens neanderthalensis*) por *Homo sapiens sapiens*, durante su coexistencia en Europa hace algunas decenas de miles de años. Es un tema controversial, aún no cerrado, pero la extinción competitiva es una posibilidad. Un trabajo reciente con un modelo sencillo es [5].

2.2. Modelo de depredación de Lotka-Volterra

Volterra (1926) propuso el siguiente modelo para explicar las oscilaciones de los bancos de pesca en el Adriático (Lotka, independientemente en 1920):

$$\frac{dN}{dt} = N(a - bP), \quad (2.17)$$

$$\frac{dP}{dt} = P(cN - d), \quad (2.18)$$

donde N es una *presa* y P su *depredador*, y a , b , c y d son constantes. El modelo se basa en las siguientes suposiciones:

- En ausencia de depredadores, las presas aumentan exponencialmente *alla* Malthus.
- El efecto de los depredadores es reducir el número de presas de manera proporcional a ambas poblaciones.
- En ausencia de presas, los depredadores desaparecen exponencialmente.
- Las presas contribuyen a hacer crecer la población de depredadores de manera proporcional a su propia población. Esto es una simplificación considerable de algún mecanismo complejo que convierte carne de presas en hijos de depredadores.

Adimensionalizando convenientemente el modelo obtenemos:

$$\frac{du}{dt} = u(1-v), \quad (2.19)$$

$$\frac{dv}{dt} = \alpha v(u-1). \quad (2.20)$$

Este sistema tiene dos equilibrios:

$$u = v = 0, \quad (2.21)$$

y:

$$u = v = 1. \quad (2.22)$$

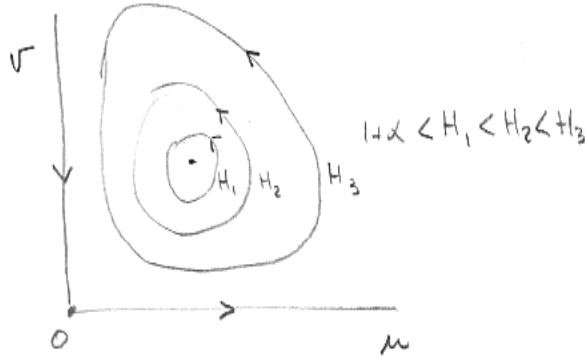
Las trayectorias exactas se pueden encontrar en términos de una constante de movimiento:

$$H = \alpha u + v - \ln u^\alpha v. \quad (2.23)$$

Son trayectorias cerradas alrededor del equilibrio $u = v = 1$, que resulta ser un centro:

$$L|_{u=v=0} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix} \Rightarrow \text{saddle}, \quad (2.24)$$

$$L|_{u=v=1} = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ \alpha & 0 \end{pmatrix} \Rightarrow \lambda = \pm i\sqrt{\alpha} \Rightarrow \text{centro}, \quad (2.25)$$



Cerca del equilibrio, las oscilaciones tienen período

$$T = \frac{2\pi}{\sqrt{\alpha}} = 2\pi\sqrt{\frac{a}{d}}, \quad (2.26)$$

que depende de la relación entre la tasa de crecimiento de las presas y la de muerte de los depredadores.

Se conocen muchos casos de poblaciones oscilatorias de depredadores y presas, como el famoso de los linces y liebres en Canadá, registrado por el número de pieles entregados por los cazadores a la Hudson Bay Company durante casi 100 años.

El modelo (2.18) es estructuralmente inestable y de poco uso práctico, aun para el sistema liebres-lince. Murray muestra cómo las trayectorias en el espacio de fases se mueven al revés que en el sistema de Lotka-Volterra, como si las liebres se estuvieran comiendo a los linces (Ref. [1], p. 68).

2.3. Modelos realistas de depredación

Una de las suposiciones irreales del modelo de Lotka-Volterra es que el crecimiento de la presa es exponencial y no limitado. Asimismo, los depredadores son insaciables, y cuantas más presas hay, más comen. En general, las tasas de crecimiento de ambas especies deberían ser funciones de ambas poblaciones, para evitar estos efectos:

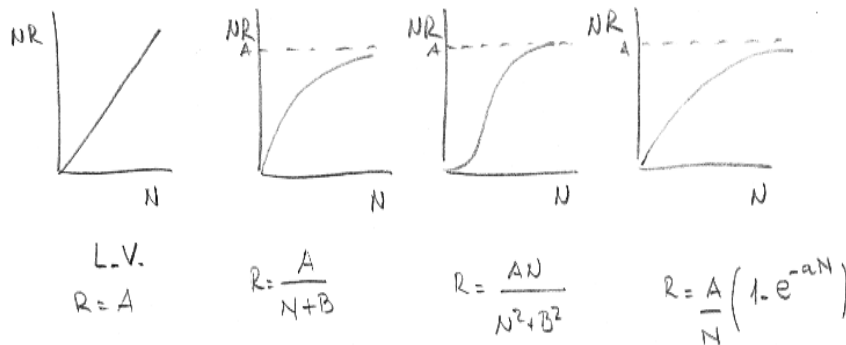
$$\frac{dN}{dt} = N F(n, P), \quad (2.27)$$

$$\frac{dP}{dt} = P G(n, P). \quad (2.28)$$

Pongamos entonces un crecimiento logístico para las presas:

$$F(N, P) = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - P R(N), \quad (2.29)$$

donde $R(N)$ es un término de depredación que muestre algún efecto de saturación para N grande:



La ecuación para el depredador, a su vez, puede ser:

$$G(N, P) = k \left(1 - \frac{hP}{N} \right), \quad (2.30)$$

o:

$$G(N, P) = -d + e R(N). \quad (2.31)$$

En la Ec. (2.30) tenemos que la capacidad de carga de los depredadores es directamente proporcional a la población de presas.

Este tipo de modelo también da lugar a oscilaciones, típicamente con un ciclo límite en alguna región extensa del espacio de parámetros. Murray analiza en detalle (páginas 72 y ss.) el modelo:

$$\frac{dN}{dt} = N \left[r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{kP}{N + D} \right], \quad (2.32)$$

$$\frac{dP}{dt} = P \left[s \left(1 - \frac{hP}{N} \right) \right], \quad (2.33)$$

que Uds. pueden analizar sin pestañear.

2.3.1. Análisis lineal de aparición de un ciclo límite

En sistemas no lineales las oscilaciones pueden surgir por distintos mecanismos. En el capítulo anterior vimos la aparición de oscilaciones sostenidas por efecto de una demora en un sistema de orden 1. Los sistemas de orden 2, naturalmente, pueden presentar oscilaciones sin necesidad de mecanismos no locales en el tiempo. Es el caso, familiar en la física, del movimiento de resortes y péndulos. Pero mientras estos sistemas físicos tienen oscilaciones armónicas (son sistemas lineales, con soluciones exponenciales), los sistemas más complejos pueden presentar oscilaciones más complicadas. En general se manifiestan como *ciclos límite*: trayectorias cerradas en el espacio de fases que atraen (o repelen, según su estabilidad) a las trayectorias de su vecindario. Estas órbitas cerradas pueden tener formas complicadas en el espacio de fases (a diferencia de las simples elipses de los sistemas lineales), siempre sin cortarse.

Un sistema muy sencillo con un ciclo límite es el siguiente (en coordenadas polares):

$$\dot{r} = r(t)(1 - r(t)^2), \quad (2.34a)$$

$$\dot{\theta} = 1, \quad (2.34b)$$

donde las variables son r y θ (el radio vector y el ángulo de las coordenadas polares). La parte radial y la angular están *desacopladas*, así que las podemos

analizar por separado. Los equilibrios en la dirección radial son los valores donde se anula $r(1 - r^2)$, y es fácil ver que $r^* = 0$ es inestable y que $r^* = 1$ es estable. (En la dirección radial el sistema es de dimensión 1, de manera que el análisis de estabilidad lineal es trivial, y tenemos $df/dr = 1 - 3r^2$ que en $r = 0$ da $1 > 0$ (inestable) y en $r = 1$ da $-2 < 0$ (estable).) Las trayectorias, entonces, se alejan del origen y se acercan al círculo de radio 1.

Como el movimiento en la dirección angular es una rotación a velocidad angular constante (1), resulta que, en el círculo, la trayectoria es un movimiento periódico armónico. Dentro del círculo las trayectorias son espirales que se enroscan por dentro al círculo unidad, y por fuera se aprietan sobre él.

Existen diversos mecanismos, como decíamos, algunos de los cuales veremos o mencionaremos más adelante. Uno de los principales es la bifurcación de Hopf, que es el mecanismo responsable de las oscilaciones en el modelo de depredación presentado en la sección anterior. De manera que lo analizaremos brevemente aquí.

Para el análisis usaremos un sistema más sencillo que el de depredación, de manera que la dificultad analítica no oscurezca los conceptos, que no son difíciles de asimilar. El prototipo que analizaremos es un sistema de dimensión 2, en coordenadas polares:

$$\dot{r} = \mu r(t) - r(t)^3, \quad (2.35a)$$

$$\dot{\theta} = \omega - br(t)^2, \quad (2.35b)$$

donde μ , ω y b son parámetros. Vemos que la velocidad angular $\dot{\theta}$ tiene una parte constante, ω , que señala la posibilidad de que el sistema oscile alrededor del origen. Pero vemos también que tiene una parte que depende del radio, es decir que la velocidad angular depende de la amplitud de la oscilación (a diferencia de los osciladores armónicos). Vemos que el sistema es parecido al que escribimos antes. Le hemos puesto parámetros para poder analizar una mayor riqueza dinámica.

De la ecuación radial (desacoplada de la angular), tenemos que los equilibrios en r son ahora $r^* = 0$ y $r^* = \sqrt{\mu}$. En el análisis lineal la derivada df/dr es ahora $\mu - 3r^2$, de manera que $r^* = 0$ puede ser estable o inestable dependiendo del signo de μ . Si $\mu < 0$ el origen es estable y el otro equilibrio no existe. Si $\mu > 0$ el origen es inestable y existe el equilibrio estable en $r^* = \sqrt{\mu}$. Este cambio de comportamiento, entre situaciones con distintos equilibrios y con distintas estabilidades, se llama *bifurcación*.

Pasemos a coordenadas cartesianas de manera de poder analizar la bifurcación mediante el análisis lineal. El sistema, en coordenadas cartesianas

(usando que $x = r \cos \theta$ e $y = r \sin \theta$), es:

$$\dot{x} = [\mu - (x^2 + y^2)]x - [\omega + b(x^2 + y^2)]y, \quad (2.36a)$$

$$\dot{y} = [\mu - (x^2 + y^2)]y + [\omega + b(x^2 + y^2)]x. \quad (2.36b)$$

Podemos distribuir y revisar los términos lineales, o derivar los miembros de la derecha y evaluar en el origen. De uno u otro modo encontraremos que el Jacobiano en el origen es:

$$J = \begin{pmatrix} \mu & -\omega \\ \omega & \mu \end{pmatrix}, \quad (2.37)$$

cuyos autovalores son

$$\lambda = \mu \pm i\omega. \quad (2.38)$$

Como esperábamos, hay una parte imaginaria, que es la responsable de las oscilaciones. Como esperábamos, la parte real cambia de signo contralada por el signo de μ . Los autovalores *cruzan el eje imaginario* cuando μ pasa de ser negativo a positivo. Esta situación caracteriza a una *bifurcación de Hopf*. En general, la trayectoria de los autovalores en el plano complejo puede ser complicada al cambiar el parámetro responsable de la bifurcación (en este caso son simplemente rectas horizontales) pero el fenómeno es siempre el mismo: dos autovalores complejos conjugados que cruzan el eje imaginario a la vez, produciendo la inestabilidad de una espiral estable.

Vemos también que, en la proximidad de la transición, la amplitud del ciclo es directamente $\sqrt{\mu}$ (despreciamos el término cuadrático en la ecuación angular). Esto también es una característica general de las bifurcaciones de Hopf. La frecuencia angular de las oscilaciones, también cerca de la bifurcación, es ω . En definitiva, cerca de la bifurcación el movimiento es armónico, lo cual es natural ya que el análisis lineal sólo permite movimientos armónicos. A medida que μ sea mayor, el ciclo crecerá y el movimiento será cada vez menos armónico, pero siempre conservando las mismas características cualitativas. No hay más sorpresas, no hay más bifurcaciones.

COMPLETAR CON ALGUNAS FIGURAS.

2.4. Biodiversidad y extinción

La evidencia biológica muestra que los ecosistemas son sistemas muy complejos, formados por muchas partes interactuantes, lo cual hace que su respuesta a perturbaciones sea fuertemente no lineal. La actividad humana casi necesariamente somete a todos los ecosistemas a perturbaciones, siendo una de las más comunes la fragmentación, por la utilización del suelo para otros

finés. En estos casos, aún una pequeña destrucción del hábitat puede tener consecuencias dramáticas para el ecosistema. Modelos sencillos nos ayudan a pensar en el rol del ser humano en el manejo de los ecosistemas.

Modelo de Levins (Tilman 1994)

Supongamos una sola especie que ocupa un hábitat formado por “zonas.” Supongamos que son plantas, y que cada zona está ocupada por un individuo. Cuando un individuo muere, queda una zona vacía que podrá ser *colonizada* por otro. Sea p la fracción de zonas ocupadas. El modelo analiza la dinámica de p :

$$\frac{dp}{dt} = c p(1 - p) - m p, \quad (2.39)$$

donde:

c : tasa de colonización.

m : tasas de extinción.

cp : tasa de ocupación por zonas.

$1 - p$: fracción de zonas vacías.

El sistema es muy parecido al logístico. El equilibrio

$$p^* = 1 - \frac{m}{c} \quad (2.40)$$

es globalmente estable. La especie persiste si y sólo si $c > m$. El resultado más interesante es que, si $m \neq 0$ y $c \not\rightarrow \infty$ (lo cual es biológicamente esperable), la especie nunca ocupa completamente el hábitat disponible ($p < 1$), es decir siempre dejará “huecos.”

Consideremos ahora una segunda especie, un competidor, que eventualmente podrá subsistir en esos huecos. Supongamos que existe una jerarquización de estas dos especies:

Especie 1: superior; siempre desplaza a la inferior cuando ambas están en la misma zona.

Especie 2: inferior; no invade ni desplaza a la superior.

Podemos escribir:

$$\frac{dp_1}{dt} = c_1 p_1(1 - p_1) - m_1 p_1 = f_1, \quad (2.41)$$

$$\frac{dp_2}{dt} = c_2 p_2(1 - p_1 - p_2) - m_2 p_2 - c_1 p_1 p_2 = f_2. \quad (2.42)$$

El término $-c_1 p_1 p_2$ es la competencia, medida con intensidad c_1 .

Tenemos el equilibrio no trivial:

$$p_1^* = 1 - \frac{m_1}{c_1}, \quad (2.43)$$

$$p_2^* = 1 - p_1^* - \frac{m_2 - c_1 p_1^*}{c_2}. \quad (2.44)$$

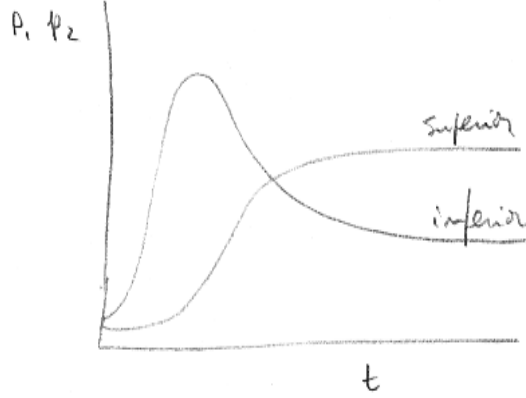


Figura 2.4: Persistencia de dos competidores, uno superior y uno inferior.

La estabilidad de p_1^* es la misma que en el modelo sencillo: $m_1 < c_1$. Para p_2^* debe cumplirse:

$$c_2(1 - p_1^* - 2p_2^*) - m_2 - c_1p_1^* < 0, \quad (2.45)$$

que podemos reescribir en términos de la tasa de colonización:

$$c_2 > c_1 \left(\frac{p_1^*}{1 - p_1^*} + \frac{m_2}{m_1} \right), \quad (2.46)$$

$$c_2 > \frac{c_1(c_1 + m_2 - m_1)}{m_1}. \quad (2.47)$$

La evolución en estas condiciones muestra la persistencia de la competencia en esta situación. Es una violación del principio de exclusión competitiva, hecha posible gracias a que, por un lado, el competidor superior *deja huecos* (2.43) en su hábitat, y por otro a que el competidor inferior *puede aprovecharlos* (2.47) para sobrevivir. Este escenario se ilustra en la figura 2.4.

Supongamos ahora que hay n especies en competencia, con los mismos argumentos anteriores y ordenadas de mejor a peor:

$$\frac{dp_i}{dt} = f_i(p_1, p_2, \dots, p_n) = c_i p_i \left(1 - \sum_{j=1}^i p_j \right) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} c_j p_i p_j. \quad (2.48)$$

recordemos que un competidor superior puede invadir cualquier zona, aun ocupada por uno inferior, y desplazar a su ocupante. Uno inferior sólo puede invadir los “huecos” de los superiores.

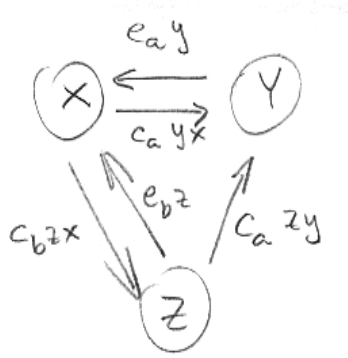
En el equilibrio tenemos $P^* = (p_1^*, \dots, p_n^*)$ con:

$$p_i^* = 1 - \frac{m_i}{c_i} - \sum_{j=1}^{i-1} \left(1 + \frac{c_j}{c_i}\right) p_j^*, \quad (2.49)$$

y el análisis es similar al caso de dos especies: existe un estado no trivial, con ocupaciones decrecientes en la jerarquía, que es estable.

Destrucción del hábitat

Ahora veremos el efecto que la destrucción del hábitat ejerce sobre un ecosistema en el que dos o más especies coexisten en competencia. Usamos la siguiente nomenclatura:



Competidor superior: A , c_a , m_a .

Competidor inferior: B , c_b , m_b .

B es incapaz de invadir una zona ocupada por A , quien sin embargo es capaz de invadir una zona ocupada por B , extinguiendo a B en esa zona.

h : fracción de zonas habitables.

p_a : fracción de zonas ocupadas por A .

p_b : fracción de zonas ocupadas por B .

v : fracción de zonas vacías ($h = p_a + p_b + v$).

Tenemos:

$$\frac{dp_a}{dt} = c_a p_a v - m_a p_a + c_a p_a p_b, \quad (2.50)$$

$$\frac{dp_b}{dt} = c_b p_b v - m_b p_b - c_b p_a p_b, \quad (2.51)$$

$$\frac{dv}{dt} = -c_a p_a v + m_a p_a - c_b p_b v + m_b p_b, \quad (2.52)$$

donde, como $h = p_a + p_b + v$, observamos que el sistema es de dimensión 2.

El sistema tiene un equilibrio no trivial:

$$v^* = \frac{1}{c_b}(hc_a - m_a + m_b), \quad (2.53)$$

$$p_a^* = h - \frac{m_a}{c_a}, \quad (2.54)$$

$$p_b^* = \frac{m_a(c_a + c_b)}{c_a c_b} - \frac{m_b}{c_b} - \frac{hc_a}{c_b} \quad (2.55)$$

y la condición para que persista el competidor inferior es:

$$\frac{c_b}{m_b} > \frac{c_a}{m_a}, \quad (2.56)$$

que puede satisfacerse. por ejemplo, si el competidor inferior tiene c_b muy grande, es decir si es muy buen colonizador, muy fugitivo.

La eliminación de zonas habitables tiene los siguientes efectos (ver h en la Ec. (2.55)):

- reduce el número de zonas vacías.
- reduce el número de zonas ocupadas por el superior.
- aumenta la fracción de ocupación del competidor inferior.

Cuando h alcanza un valor crítico

$$h_c = \frac{m_a}{c_a} \quad (2.57)$$

se *extingue el competidor superior* y persiste sólo el inferior. Finalmente, éste también se extingue cuando h baja de

$$h'_c = \frac{m_b}{c_b}. \quad (2.58)$$

Esto ocurre porque el competidor inferior (si persiste) es necesariamente mejor colonizador (por ejemplo, a igualdad de tasas de extinción, $e_a = e_b$). La destrucción del hábitat beneficia al competidor inferior al reducir la presión que sobre él ejerce el superior.

Modelos más elaborados concluyen en el mismo mensaje: una destrucción *parcial* del hábitat puede llevar a la extinción total de una o todas las especies del ecosistema.

Ejercicio: Resolver y hacer un diagrama de fases con las fracciones A y B en función de h .

La deuda de la extinción

Veamos una última modificación de las ecuaciones de Tilman, para analizar el efecto de la destrucción del hábitat en un sistema con muchas especies [7]:

$$\frac{dp_i}{dt} = f_i(p_1, \dots, p_n, D) = c_i p_i \left(1 - D - \sum_{j=1}^i p_j \right) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} c_j p_i p_j, \quad (2.59)$$

donde D indica la fracción del hábitat que ha sido destruida. La modificación matemática es mínima, pero la interpretación ecológica en términos de D es importantísima.

Las poblaciones en equilibrio son:

$$p_i^*(D) = 1 - D - \frac{m_i}{c_i} - \sum_{j=1}^{i-1} \left(1 + \frac{c_j}{c_i} \right) p_j^*. \quad (2.60)$$

Para el competidor superior a todos tenemos:

$$p_1^*(D) = 1 - D - \frac{m_1}{c_1}. \quad (2.61)$$

Es decir, éste se extinguirá si la fracción de hábitat destruido iguala a su abundancia en el sistema intacto, que era $1 - m_1/c_1$. Si el competidor dominante ocupa un 10 % del hábitat virgen, y destruimos un 10 % al azar del hábitat, el resultado es el mismo que si hubiéramos destruido el 10 % que la especie estaba ocupando, a pesar de que el 90 % del total aún esta disponible. Es más, cuánto más rara sea una especie, menor será la fracción que debemos destruir (al azar) para extinguirla.

Las abundancias de competidores jerarquizados suele ser de tipo geométrico en la naturaleza, así que propongamos:

$$p_i = q(1 - q)^{i-1} \quad (2.62)$$

donde q es la abundancia del mejor competidor. Supongamos todas iguales las tasas de extinción, $m_i = m$. Las tasas de colonización necesarias para la coexistencia son:

$$c_i^* = \frac{m}{(1 - q)^{2i-1}} \quad (2.63)$$

con lo cual:

$$p_i^* = 1 - D - \frac{m}{m/(1 - q)^{2i-1}} - \sum_{j=1}^{i-1} \left[1 + \frac{(1 - q)^{2i-1}}{(1 - q)^{2j-1}} \right] \quad (2.64)$$

$$= 1 - D - (1 - q)^{2i-1} - (i - 1) - (1 - q)^{2i-1} \sum_{j=1}^{i-1} \frac{1}{(1 - q)^{2j-1}} \quad (2.65)$$

(esto último es dudoso) y finalmente

$$p_i^* = 1 - (1 - q)^{2^{i-1}} - D. \quad (2.66)$$

Usando (2.61) y resolviendo para D en (2.66), se tiene que la extinción de la i -ésima especie ocurre si:

$$D_i \geq 1 - (1 - q)^{2^{i-1}}. \quad (2.67)$$

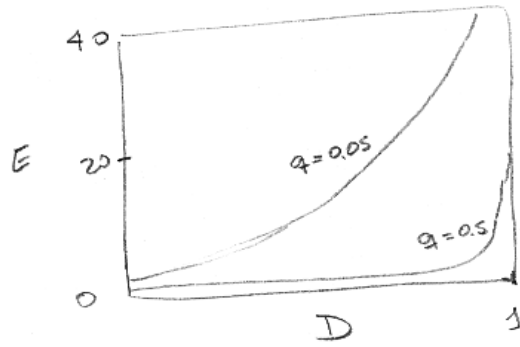
es decir, una a una se irán extinguiendo de la mejor a la peor, a medida que el hábitat se reduzca: $D_1 < D_2 < D_3 \dots$

El número de competidores superiores que acaban extinguiéndose (lo que los autores llaman la “deuda de la extinción”, E), crece rápidamente con D . Partiendo de (2.67), en el valor crítico tenemos

$$\frac{\log(D - 1)}{\log(1 - q)} = 2i^* - 1. \quad (2.68)$$

Despejamos i^* (ya que a esta altura se han extinguido $E = i$ especies) y tenemos:

$$E = \frac{\log[(1 - D)(1 - q)]}{2 \log(1 - q)}. \quad (2.69)$$



Se ve claramente que una pequeña destrucción del hábitat pone en peligro a una gran cantidad de especies adicionales. Por ejemplo, la destrucción de un 1 % adicional de hábitat causa una extinción 8 veces mayor si la destrucción previa es del 90 % que si es del 20 %.

Además, la extinción es mayor (para una dada destrucción) cuando q es menor, es decir cuando la abundancia del competidor superior sea menor. Esta situación se da en las selvas tropicales, en oposición a los ecosistemas templados (5 % vs 50 %). También podemos concluir que los grandes y raros vertebrados son más susceptibles que los pequeños, más abundantes.

Además, en general los competidores superiores son los que emplean los recursos con más eficiencia, y ejercen un control importante regulatorio sobre el ecosistema. Su extinción podría ser aún más perjudicial que lo que este modelo permite entrever.

Finalmente, ¿podría considerarse al hombre como un competidor más? ¿Qué consecuencias tendría el análisis? ¿Seremos los primeros en extinguirnos?

2.5. ¿Será estable un sistema grande?

En un trabajo clásico [8], May se plantea la cuestión de la estabilidad en general de un sistema grande con conexiones al azar.

Sea un sistema de n especies que forman un sistema ecológico, de manera que las poblaciones obedecen a un sistema diferencial no lineal de primer orden:

$$\frac{dp_1}{dt} = f_1, \quad (2.70)$$

$$\dots \quad (2.71)$$

$$\frac{dp_n}{dt} = f_n. \quad (2.72)$$

En la proximidad de un equilibrio donde coexisten todas las especies, p_1^*, \dots, p_n^* , la estabilidad está gobernada por el sistema linealizado de las perturbaciones:

$$\begin{pmatrix} \frac{dx_1}{dt} \\ \dots \\ \frac{dx_n}{dt} \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} x_1 \\ \dots \\ x_n \end{pmatrix}. \quad (2.73)$$

El diagrama de la red trófica ayuda a determinar cuáles elementos a_{ij} son cero (especies no conectadas en la red) y los signos y las magnitudes de los distintos de cero (especies interactuantes).

Supongamos que $a_{ii} = -1$, es decir, cada especie regresa al equilibrio con el mismo tiempo característico en ausencia de interacciones.

Supongamos que las interacciones obedecen a una distribución de probabilidad con media cero y varianza α :

$$\langle xP(x) \rangle = 0 \quad (2.74)$$

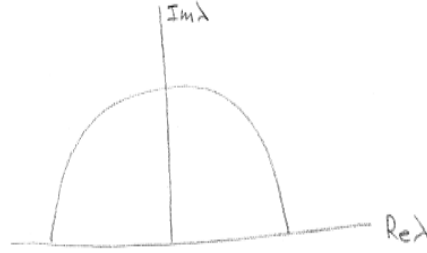
$$\langle x^2 P(x) \rangle = \alpha, \quad (2.75)$$

de modo que α es la “intensidad” característica de una interacción. Es decir:

$$A = B - I \quad (2.76)$$

con B una matriz random. Nótese que el azar entra tan sólo en la definición inicial del modelo, no en su dinámica. Los físicos llamaríamos a esto “desorden.”

La estabilidad del sistema requiere el análisis de los autovalores de A . Afortunadamente el físico Eugene Wiener desarrolló, en la década de 1950, la teoría espectral de las matrices random, cuyos resultados podemos usar aquí. Los autovalores de A son de la forma $\lambda - 1$, donde λ son los autovalores de B . Los autovalores de una matriz random como B forman un semicírculo



con radio $\alpha\sqrt{n}$.

Ejercicio: Demostrar y/o verificar esta “ley semicircular.”

En definitiva, los autovalores de A aseguran la estabilidad si se cumple que:

$$\alpha < \frac{1}{\sqrt{n}}. \quad (2.77)$$

Estrictamente, una matriz random A será estable con probabilidad $P \rightarrow 1$ ($n \rightarrow \infty$) si:

$$\alpha < \frac{1}{\sqrt{n}} \quad (2.78)$$

e inestable si

$$\alpha > \frac{1}{\sqrt{n}}. \quad (2.79)$$

Es decir: cuanto más grande sea el sistema, más fácil es que las interacciones lo vuelvan inestable. Esta es la situación para un sistema completamente conectado. Los ecosistemas, sin embargo, tienen muchos ceros en la matriz B . Definamos una conectividad C , de modo que, con probabilidad C el elemento $b_{ij} \neq 0$ y con probabilidad $1 - C$, $b_{ij} = 0$. Ahora, para $n \rightarrow \infty$, se tiene que:

$$\alpha < \frac{1}{\sqrt{nC}} \quad \text{estable,} \quad (2.80)$$

$$\alpha > \frac{1}{\sqrt{nC}} \quad \text{inestable.} \quad (2.81)$$

La transición de uno a otro régimen es muy abrupta como función de α , y su ancho escala como $n^{-2/3}$.

En definitiva, un sistema grande que sin interacciones sería estable, al estar muy conectado (C grande) o muy intensamente conectado (α grande), se vuelve inestable.

May hace finalmente dos observaciones de validez cualitativa:

1. Dos sistemas de este tipo tendrán similares características de estabilidad si:

$$\alpha_1^2 C_1 \approx \alpha_2^2 C_2, \quad (2.82)$$

es decir, que si en la red hay muchas interacciones débiles, es lo mismo que si hay pocas interacciones fuertes. Esta es una observación general que de hecho satisfacen muchos ecosistemas naturales (Margalef).

2. Sistemas que resultan inestables con probabilidad casi 1, cuando la matriz está organizada en bloques resultan “estabilizados.” O sea, una estructura de bloques favorece la estabilidad de ecosistemas grandes.

Recientemente ha renacido el interés en el estudio de la estabilidad de diferentes estructuras de red, tanto por la disponibilidad de mayor cantidad de sistemas resueltos empíricamente, como por el descubrimiento de redes de topología compleja como las redes small-world y las redes libres de escala. Melián y Bascompte [10], por ejemplo, muestran redes de interacción de proteínas nucleares, redes random y redes tróficas. Se las analiza usando la distribución de probabilidad que representa la correlación de las conectividades $P(k|k')$ y la conectividad media como función de k . La red trófica resulta con poca “compartimentalización,” es decir, dos especies muy conectadas tienden a estar conectadas entre sí (a diferencia de las proteínas). Esto las vuelve susceptibles a la propagación de un contaminante, por ejemplo (en cambio, la red de proteínas resulta resistente al efecto de una mutación). Pero a su vez esta conectividad la vuelve resistente a la fragmentación en caso de que algunas especies fueran removidas.

Claramente, sería interesante integrar las dos perspectivas: el análisis de estabilidad con la estructura de la red.

Ejercicio. Considere una *cadena alimenticia* (cadenas de hasta seis especies se conocen en la naturaleza). Es decir, un sistema de depredadores y presas en el que una especie depreda a la anterior y es presa de la siguiente.

Incluya la competencia intraespecífica e interacciones constantes. Es decir:

$$\frac{dp_1}{dt} = p_1(r_1 - a_{11}p_1 - a_{12}p_2), \quad (2.83)$$

$$\frac{dp_2}{dt} = p_2(-r_2 + a_{21}p_1 - a_{22}p_2 - a_{23}p_3), \quad (2.84)$$

$$\begin{matrix} \dots \\ \frac{dp_i}{dt} \end{matrix} = p_i(-r_i + a_{ii-1}p_{i-1} - a_{ii}p_i - a_{ii+1}p_{i+1}), \quad (2.85)$$

$$\begin{matrix} \dots \\ \frac{dp_n}{dt} \end{matrix} = p_n(-r_n + a_{nn-1}p_{n-1} - a_{nn}p_n), \quad (2.86)$$

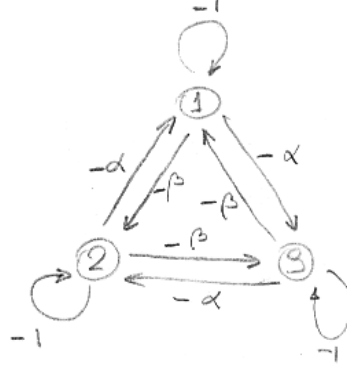
con $r_i > 0$, $a_{ij} > 0$. Demuestre y/o muestre que si existe un equilibrio de coexistencia, éste es estable y atrae a todas las órbitas (a diferencia del modelo de competencia, en el que este punto puede ser inestable). Discuta el efecto de aumentar o reducir r_1 , la tasa de natalidad de la especie basal. (Al aumentar r_1 , más y más especies subsisten.)

2.6. Competencia cíclica

(Nature, 16 Dec 2000?) (Este otro trabajo también parece interesante: [11].)

Hemos visto que si dos especies compiten, o bien una se extingue, o coexisten. Una clase peculiar de sistemas de tres o más especies en competencia permite un comportamiento distinto y curioso, que ha sido observado en una especie de lagartijas californianas (*Uta stansburiana*). Si se trata de tres especies, se observa que las tres se alternan en su dominio del ecosistema de manera cíclica. En las mencionadas lagartijas, las tres poblaciones son “pseudoespecies” representadas por tres tipos de machos, con distintos comportamientos de apareamiento, que juegan una especie de piedra-papel-tijera por su control de la población de hembras.

Un modelo sencillo [12] de este comportamiento corresponde al sistema:



donde $A \rightarrow B$ significa “ A afecta a B ”, y para el cual podemos escribir las siguientes ecuaciones:

$$\frac{dp_1}{dt} = p_1(1 - p_1 - \alpha p_2 - \beta p_3), \quad (2.87)$$

$$\frac{dp_2}{dt} = p_2(1 - \beta p_1 - p_2 - \alpha p_3), \quad (2.88)$$

$$\frac{dp_3}{dt} = p_3(1 - \alpha p_1 - \beta p_2 - p_3), \quad (2.89)$$

con $0 < \beta < 1 < \alpha$ y $\alpha + \beta > 2$. El modelo es medio artificial pero se simplifican las cuentas.

Los equilibrios son fáciles de obtener. Existe un equilibrio interior al octante \mathbb{R}_+^3 , dado por:

$$p_1^* = p_2^* = p_3^* = \frac{1}{1 + \alpha + \beta}. \quad (2.90)$$

El origen es equilibrio (una fuente) y los versores son puntos de ensilladura.

El equilibrio interior es una ensilladura, lo cual se demuestra fácilmente porque los autovalores son muy sencillos. La matriz del sistema linealizado es “circulante”:

$$\frac{1}{1 + \alpha + \beta} \begin{pmatrix} -1 & -\alpha & -\beta \\ -\beta & -1 & -\alpha \\ -\alpha & -\beta & -1 \end{pmatrix} \quad (2.91)$$

con lo que sus autovalores son combinaciones de las raíces cúbicas de la unidad:

$$\lambda_k = \sum_{j=0}^{n-1} c_j \gamma_j^k, \quad k = 0, 1, \dots, n-1, \quad (2.92)$$

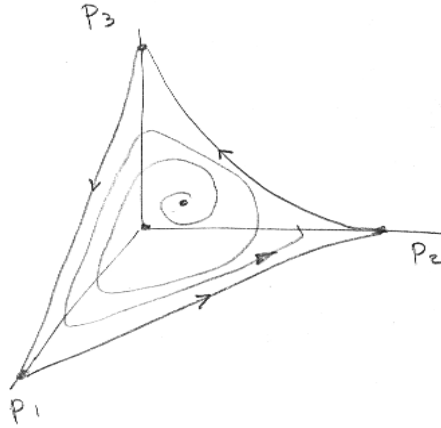
con c_j los elementos de la matriz y γ_j las raíces de la unidad, $\gamma_j = \exp(2\pi i/n)$, en general. Así que:

$$\lambda_0 = -1, \text{ con autovector } (1, 1, 1), \quad (2.93)$$

$$\lambda_1 = \overline{\lambda_2} = \frac{1}{1 + \alpha + \beta} \left(-1 - \alpha e^{2\pi i/3} - \beta e^{4\pi i/3} \right), \quad (2.94)$$

que satisfacen:

$$\operatorname{Re}(\lambda_1) = \operatorname{Re}(\lambda_2) = \frac{1}{1 + \alpha + \beta} \left(-1 + \frac{\overbrace{\alpha + \beta}^{>2}}{2} \right) > 0 \quad (2.95)$$



Cuando $p_i = 0$, queda un modelo de dos especies en competencia, como el ya estudiado, en el que una especie fuerza a la otra a la extinción. Así que hay una órbita que une a los tres equilibrios que están en los ejes, llamada un “ciclo heteroclino.” Este ciclo resulta ser el ω -límite de todas las trayectorias (detalle técnico que se prueba con una función de Lyapunov). El sistema pasa cada vez más tiempo cerca de uno de los equilibrios.

Un sistema real (discreto) con exactamente esta dinámica, por supuesto llevaría eventualmente a la extinción de una de las especies y luego, al reducirse a dos especies, a la extinción de una segunda y la subsistencia de sólo una. Sin embargo, modelos más elaborados (veremos uno de ellos más adelante) permiten la persistencia cíclica de las tres especies, tal como se observa en el sistema de las lagartijas.

Capítulo 3

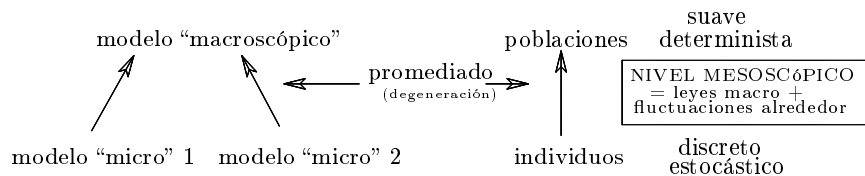
De los individuos a las poblaciones

Los modelos tradicionales de la ecología matemática describen en forma diferencial la evolución de densidades. Por ejemplo, para una especie se escribe la ecuación logística:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right). \quad (3.1)$$

En general podemos escribir estos modelos sin necesidad de conocer en detalle la interacción entre los individuos que componen la población. Suponemos, en cambio, que cada término tiene su origen en esta interacción y que representan macroscópicamente efectos netos que involucran a muchos individuos. Son ecuaciones de evolución suave y continua.

Las poblaciones, sin embargo, son discretas. Las interacciones son individuales. Tiene que ser posible describir la evolución de poblaciones discretas haciendo una descripción basada en individuos. Es de esperar, además, que la formulación basada en poblaciones corresponda a un “límite macroscópico” de aquella basada en individuos.

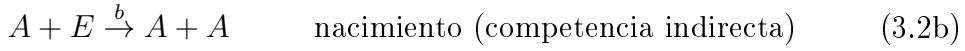
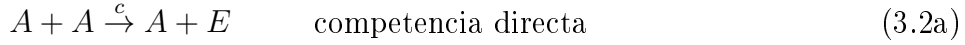


En este capítulo vamos a llevar adelante un programa de este tipo. La formulación microscópica de modelo, correspondiente a poblaciones discretas, vamos a hacerla de todos modos en una aproximación “bien mezclada” para simplificar. Es decir, las probabilidades de los eventos (muertes, interacciones,

etc) son análogas a las probabilidades de sacar bolas de una urna. Por este motivo, los modelos que describiremos en este capítulo se llaman a veces *modelos de urna*.

Supongamos que tenemos una especie, A , que vive en una zona donde hay N “slots”, cada uno capaz de contener un individuo. A la población ficticia de slots vacíos la llamamos E . Hacemos esto para incorporar a la dinámica un mecanismo de “competencia indirecta”, competencia por un recurso que, en este caso, será el espacio vacío.

Podemos representar los eventos individuales del sistema mediante “reacciones químicas”:



Tenemos además el vínculo:

$$A + E = \Omega \quad (\equiv N, \text{“tamaño” del sistema}). \quad (3.3)$$

Por turnos, sacamos individuos de la “urna” y los sometemos a los eventos “reacción”.

El proceso así descrito es un proceso estocástico Markoviano, y su formulación matemática está dada por una ecuación de evolución que en la física se llama Ecuación Maestra, y en la matemática “forward Kolmogorov Equation”. Mencionemos brevemente que una variable estocástica x es una variable caracterizada por una *distribución de probabilidad* $P(x)$. Es decir, $P(x) \geq 0$, $\int P(x)dx = 1$, y $P(x)dx$ representa la probabilidad de que la variable tenga un valor entre x y $x + dx$. Las distribuciones de probabilidad se caracterizan por sus momentos de orden k : $\langle x^k \rangle = \int x^k P(x)dx$. Particularmente útiles son los momentos de orden 1 y 2, ya que con ellos se definen el *valor medio* y la *varianza* de x : $\bar{x} = \langle x \rangle$ y $\sigma^2 = \langle (x - \langle x \rangle)^2 \rangle$. Si la variable estocástica depende del tiempo, $x(t)$, se la llama *proceso estocástico*. Más detalles sobre variables aleatorias y procesos estocásticos pueden encontrarse en libros de texto tales como [13].

Prosigamos con la formulación del modelo. El estado del sistema queda caracterizado por una distribución de probabilidad

$$P(A, t) : \text{probabilidad de tener } A \text{ individuos a tiempo } t.$$

La ecuación maestra describe la evolución de esta distribución de probabili-

3. De los individuos a las poblaciones

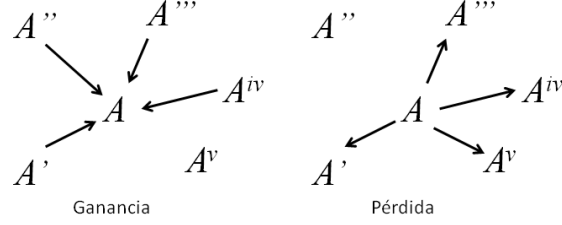


Figura 3.1: Procesos que contribuyen a aumentar y a reducir la probabilidad de que el sistema se encuentre en el estado A .

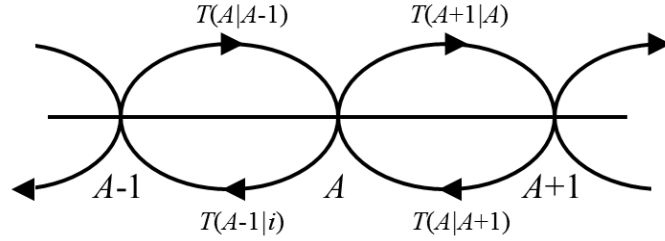


Figura 3.2: Proceso de un paso de la variable A .

dad:

$$\frac{dP(A, t)}{dt} = \overbrace{\sum_{A'} T(A|A') P(A', t)}^{\text{ganancia}} - \overbrace{\sum_{A'} T(A'|A) P(A, t)}^{\text{pérdida}}, \quad (3.4)$$

que tiene la forma de ecuación de balance entre ganancia y pérdida de probabilidad. Los términos señalados con un asterisco son *probabilidades de transición*, y sus argumentos se leen de derecha a izquierda: denotan la probabilidad del sistema de pasar de un estado con A' individuos a uno con A individuos (en el término de ganancia), y de A a A' individuos (en el de pérdida).

Observemos que en las ecuaciones (3.2) la población de A cambia de a unidades. Entonces podemos escribir:

$$\begin{aligned} \frac{dP(A, t)}{dt} = & T(A|A-1)P(A-1, t) + T(A|A+1)P(A+1, t) \\ & - T(A-1|A)P(A, t) - T(A+1|A)P(A, t). \end{aligned} \quad (3.5)$$

A continuación tenemos que identificar y calcular las T en los procesos individuales que definen el sistema.

Para reducir el número de procesos a considerar, procedamos sólo con la

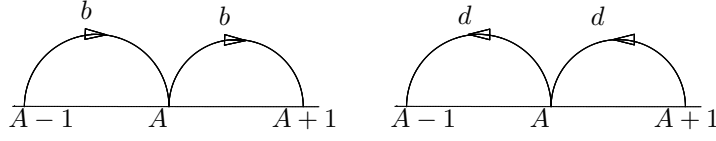


Figura 3.3: Procesos de competencia directa y muerte que afectan el estado de población a .

competencia indirecta y la muerte:

$$A + E \xrightarrow{b} A + A \quad (3.6)$$

$$A \xrightarrow{d} E. \quad (3.7)$$

que están representadas mediante diagramas en la figura 3.

Las probabilidades de transición resultan:

$$T(A-1|A) = d \frac{A}{\Omega} \quad (3.8a)$$

$$T(A+1|A) = 2b \frac{A}{\Omega} \frac{E}{\Omega} \quad (3.8b)$$

$$T(A|A-1) = 2b \frac{A-1}{\Omega} \frac{E}{\Omega} \quad (3.8c)$$

$$T(A|A+1) = d \frac{A+1}{\Omega}. \quad (3.8d)$$

El factor 2 de (3.8b) y (3.8c) viene de considerar los eventos $A + E$ y $E + A$ como indistinguibles. Anticipemos que las probabilidades de transición (3.8c) y (3.8d) no las vamos a usar.

Nota: Para ser rigurosos, habría que decir que con probabilidad μ saco una bola, y con probabilidad $1 - \mu$ saco dos bolas (con $\mu = 1/2$, por ejemplo). Pero μ se puede absorber en las tasas y no se gana nada. Ver [14].

Operadores de paso Conviene definir unos operadores que simplifican considerablemente la forma de la ecuación maestra para procesos de un paso, y que tienen usos adicionales más adelante:

$$\epsilon f(n) = f(n+1) \quad (3.9a)$$

$$\epsilon^{-1} f(n) = f(n-1). \quad (3.9b)$$

Usándolos en la ecuación maestra:

$$\begin{aligned} \frac{dP}{dt} &= \epsilon^{-1} T(A+1|A) P(A) + \epsilon T(A-1|A) P(A) \\ &\quad - T(A-1|A) P(A) - T(A+1|A) P(A), \end{aligned} \quad (3.10)$$

$$= (\epsilon - 1) T(A-1|A) P(A) + (\epsilon^{-1} - 1) T(A+1|A) P(A), \quad (3.11)$$

donde vemos que todas las transiciones quedan escritas con el estado A como estado de origen. (Por esta razón decíamos que no íbamos a necesitar (3.8c) y (3.8d).)

3.1. Desarrollo Ω de van Kampen

La ecuación maestra es siempre lineal, pero sólo en contadas ocasiones se la puede resolver analíticamente. Hay que usar o bien métodos numéricos, o bien aproximaciones analíticas:

- Simulación exacta de la ecuación maestra (microscópica, Gillespie).
- Desarrollo en momentos (jerarquía infinita).
- Desarrollo Ω (van Kampen, sistemático, en términos de un parámetro pequeño).

El desarrollo de van Kampen se basa en el siguiente

$$\textbf{Ansatz: } A(t) = \Omega\phi(t) + \sqrt{\Omega}\xi(t). \quad (3.12)$$

Observemos lo siguiente: $A(t)$ es un proceso estocástico. Estamos suponiendo que este proceso es la superposición de dos partes, los dos términos del Ansatz: una parte proporcional a Ω y otra parte proporcional a $\sqrt{\Omega}$. El parámetro Ω representa una escala macroscópica del sistema, un volumen por ejemplo. Los dos términos, entonces, tienen tamaños relativos distintos. El término proporcional a Ω evoluciona como $\phi(t)$, que es una función analítica, representando una evolución determinista del sistema en la escala macroscópica. El segundo término representa las fluctuaciones, que son de un tamaño menor que las variables macroscópicas, y su dinámica es un proceso estocástico $\xi(t)$. Observemos que no podemos hacer suposiciones sobre la estadística de $\xi(t)$, ya que se lleva toda la parte fluctuante de $A(t)$ y por lo tanto es equivalente a la incógnita del problema. La figura 3.1 esquematiza estas ideas, mostrando cómo se espera que evolucione $P(A, t)$. El Ansatz no está justificado a priori, sino por consideraciones físicas acerca de la evolución esperada de $P(A, t)$.

El parámetro del desarrollo va a ser $\Omega^{-1/2}$, donde Ω , como dijimos, es típicamente el tamaño del sistema o el número total de partículas: una variable extensiva que controla el tamaño de las fluctuaciones.

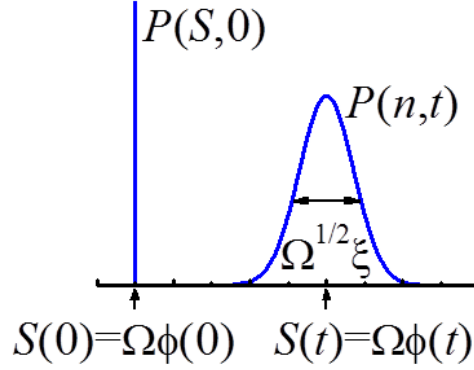


Figura 3.4: El ansatz de van Kampen representado gráficamente: la distribución de probabilidad evoluciona hacia una campana cuyo máximo sigue la dinámica determinista, y cuyo ancho representa las fluctuaciones.

Antes de substituir el Ansatz en la ecuación maestra, observemos los siguientes desarrollos:

$$\epsilon = 1 + \frac{1}{\sqrt{\Omega}} \frac{\partial}{\partial \xi} + \frac{1}{2} \frac{1}{\Omega} \frac{\partial^2}{\partial \xi^2} + \dots \quad (3.13)$$

$$\epsilon^{-1} = 1 - \frac{1}{\sqrt{\Omega}} \frac{\partial}{\partial \xi} + \frac{1}{2} \frac{1}{\Omega} \frac{\partial^2}{\partial \xi^2} - \dots \quad (3.14)$$

válidos para versiones continuas de los operadores de paso ϵ y ϵ^{-1} . La idea es que si ϵ cambia A en 1 ($A \xrightarrow{\epsilon} A+1$), entonces cambia a ξ en una cantidad pequeña ($\xi \xrightarrow{\epsilon} \xi + 1/\sqrt{\Omega}$).¹

Ahora procedemos a reemplazar en la ecuación maestra las probabilidades de transición:

$$\frac{dP}{dt} = (\epsilon - 1) \left[\frac{dA}{\Omega} \right] P(A) + (\epsilon^{-1} - 1) \left[2b \frac{A \overbrace{\Omega - A}^E}{\Omega} \right] P(A) \quad (3.15)$$

(Nota: ojo, ¡no sacar $P(A)$ factor común! ¡hay operadores a su izquierda!)

En esta ecuación conviene redefinir las tasas, y sacarse algunos omegas de encima: $d' = d/\Omega$, $b' = b/\Omega$, y a continuación no escribimos las primas para aligerar la notación.

¹Tenemos que $A \xrightarrow{\epsilon} A+1 \Rightarrow \epsilon(A) = \epsilon(\Omega\phi + \sqrt{\Omega}\xi) = A+1 = \Omega\phi + \sqrt{\Omega}\xi + 1 = \Omega\phi + \sqrt{\Omega}(\xi + 1/\sqrt{\Omega})$, $\Rightarrow \xi \xrightarrow{\epsilon} \xi + 1/\sqrt{\Omega}$, y análogamente para ϵ^{-1} , con lo que tenemos los desarrollos mostrados.

3. De los individuos a las poblaciones

Ahora, reemplazamos los operadores por sus desarrollos. Si ponemos sólo los primeros términos:

$$\frac{dP}{dt} \approx \left[\frac{1}{\sqrt{\Omega}} \frac{\partial}{\partial \xi} + \frac{1}{2\Omega} \frac{\partial^2}{\partial \xi^2} \right] dA \Pi(\xi) + \left[-\frac{1}{\sqrt{\Omega}} \frac{\partial}{\partial \xi} + \frac{1}{2\Omega} \frac{\partial^2}{\partial \xi^2} \right] 2bA \frac{\Omega - A}{\Omega} \Pi(\xi), \quad (3.16)$$

donde hemos denotado como $\Pi(\xi, t) = P(A, t)$ a la distribución de probabilidad, para poner de manifiesto su dependencia en la variable microscópica ξ solamente.

Finalmente reemplazamos el Ansatz:

$$\begin{aligned} \frac{dP}{dt} \approx & \left[\frac{1}{\sqrt{\Omega}} \frac{\partial}{\partial \xi} + \frac{1}{2\Omega} \frac{\partial^2}{\partial \xi^2} \right] d(\Omega\phi + \sqrt{\Omega}\xi) \Pi(\xi) \\ & + \left[-\frac{1}{\sqrt{\Omega}} \frac{\partial}{\partial \xi} + \frac{1}{2\Omega} \frac{\partial^2}{\partial \xi^2} \right] 2b(\Omega\phi + \sqrt{\Omega}\xi) \frac{\Omega - \Omega\phi - \sqrt{\Omega}\xi}{\Omega} \Pi(\xi). \end{aligned} \quad (3.17)$$

Repartimos el factor $1/\sqrt{\Omega}$ de ∂_ξ sobre la expresión y nos queda:

$$\begin{aligned} = & \left[\partial_\xi + \frac{1}{2\sqrt{\Omega}} \partial_{\xi\xi} \right] d(\sqrt{\Omega}\phi + \xi) \Pi(\xi) \\ & + \left[-\partial_\xi + \frac{1}{2\sqrt{\Omega}} \partial_{\xi\xi} \right] 2b(\sqrt{\Omega}\phi + \xi) \left(1 - \phi - \frac{\xi}{\sqrt{\Omega}} \right) \Pi(\xi). \end{aligned} \quad (3.18)$$

Distribuimos y ordenamos según potencias de $1/\sqrt{\Omega}$ (sin poner el argumento de Π para aligerar la expresión):

$$\begin{aligned} = & \sqrt{\Omega} [d\phi \partial_\xi \Pi - 2b\phi(1 - \phi) \partial_\xi \Pi] \\ & + \Omega^0 \left[d\partial_\xi(\xi \Pi) + \frac{d}{2} \phi \partial_{\xi\xi} \Pi - 2b(1 - 2\phi) \partial_\xi(\xi \Pi) + b\phi(1 - \phi) \partial_{\xi\xi} \Pi \right] \\ & + o\left(\frac{1}{\sqrt{\Omega}}\right). \end{aligned} \quad (3.19)$$

Y recuperando el miembro de la izquierda de la ecuación:

$$\approx \frac{dP(A, t)}{dt} = \frac{\partial \Pi(\xi, t)}{\partial t} - \sqrt{\Omega} \dot{\phi} \frac{\partial \Pi(\xi, t)}{\partial \xi}, \quad (3.20)$$

ya que:

$$\begin{aligned} \underbrace{\frac{d}{dt}P(\Omega\phi + \sqrt{\Omega}\xi)}_{\text{a } A \text{ constante}} &= \frac{\partial\Pi}{\partial t} + \frac{\partial\Pi}{\partial\xi} \frac{\partial\xi}{\partial t} \\ &= \frac{\partial\Pi}{\partial t} - \sqrt{\Omega}\dot{\phi} \frac{\partial\Pi}{\partial\xi}, \\ &\quad (\text{ya que a } A \text{ cte: } \Omega\dot{\phi} = -\sqrt{\Omega}\dot{\xi} \Rightarrow \frac{d\xi}{dt} = -\sqrt{\Omega}\dot{\phi}). \end{aligned} \quad (3.21)$$

3.1.1. Comportamiento macroscópico

Las expresiones (3.20) y (3.19) completan el desarrollo de la ecuación. Ahora, observemos que hay unos términos con potencias positivas de $\sqrt{\Omega}$, que hacen dudar de la validez del desarrollo para $\Omega \rightarrow \infty$. Sin embargo, aparecen todos multiplicando $\partial\Pi/\partial\xi$, de manera que podemos anularlos requiriendo:

$$-\dot{\phi} = d\phi - 2b\phi(1 - \phi). \quad (3.22)$$

¡Esta es la ecuación macroscópica!

$$\frac{d\phi}{dt} = \underbrace{(2b - d)}_r \phi - \underbrace{2b}_s \phi^2 = (2b - d)\phi \left(1 - \frac{\phi}{1 - \frac{d}{2b}} \right), \quad (3.23)$$

que es una ecuación logística con una reducción de la capacidad de carga $d/2b$ debido a la competencia por el espacio E . La ecuación (3.23) debe ser resuelta con condiciones iniciales adecuadas, por ejemplo: $\phi(0) = \phi_0 = A_0/\Omega$, correspondiente a un estado inicial del sistema con fluctuaciones nulas, y toda la probabilidad concentrada en A_0 como se muestra en la figura 3.5.

La solución de esta ecuación es, como sabemos:

$$\phi(t) = \frac{r}{s - ce^{-rt}} \xrightarrow{t \rightarrow \infty} \frac{r}{s}; \quad c \equiv s - \frac{r}{\phi_0} \quad (\text{si } r \neq 0). \quad (3.24)$$

3.1.2. Fluctuaciones

Pasemos al orden siguiente, Ω^0 . De los órdenes correspondientes en (3.20) y (3.19) obtenemos:

$$\frac{\partial\Pi(\xi, t)}{\partial t} = \underbrace{[d - 2b(1 - 2\phi(t))]}_{-f(t)} \frac{\partial}{\partial\xi} \xi\Pi(\xi, t) + \underbrace{\left[\frac{d}{2}\phi(t) + b\phi(t)(1 - \phi(t)) \right]}_{g(t)/2} \frac{\partial^2}{\partial\xi^2} \Pi(\xi, t). \quad (3.25)$$

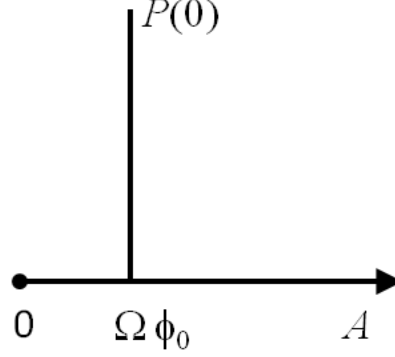


Figura 3.5: Condición inicial, con toda la probabilidad concentrada en el valor inicial de ϕ_0 ($P(A, 0)$ es una delta de Dirac).

Esta especie de ecuación de difusión es una *ecuación de Fokker-Planck*. En particular, es una ecuación de Fokker-Planck lineal (por ser f y g a lo sumo lineales en ξ —en este caso independientes de ξ). Con una condición inicial deltiforme como la propuesta, y condiciones de borde libres en $\pm\infty$, la solución es una Gaussiana a todo tiempo, aun cuando f y g dependen del tiempo (a través de su dependencia en $\phi(t)$). Esta Gaussiana describe el ensanchamiento de P debido a las fluctuaciones.

Si nouviésemos la solución $\phi(t)$, se podrían intentar aproximaciones de la ecuación de Fokker-Planck, o soluciones numéricas de la misma. En este caso podemos resolverla exactamente. Como la solución es Gaussiana, está determinada por los dos primeros momentos de la distribución Π :

$$\langle \xi \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} \xi \Pi(\xi) d\xi, \quad (3.26a)$$

$$\langle \xi^2 \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} \xi^2 \Pi(\xi) d\xi. \quad (3.26b)$$

Multiplicando la ecuación (3.25) por ξ y ξ^2 e integrando, obtenemos ecuaciones dinámicas para los momentos, que nos dicen cómo evolucionan el valor medio y el ancho de las fluctuaciones:

$$\frac{\partial \Pi}{\partial t} = -f \frac{\partial}{\partial \xi} \xi \Pi + \frac{g}{2} \frac{\partial^2}{\partial \xi^2} \Pi \quad (3.27)$$

$$\begin{aligned}
 \Rightarrow \partial_\xi \langle \xi \rangle &= -f \int \xi \frac{\partial}{\partial \xi} \xi \Pi + \frac{g}{2} \int \xi \frac{\partial^2 \Pi}{\partial \xi^2} \\
 &= -f \int \left(\xi \Pi + \xi^2 \frac{\partial \Pi}{\partial \xi} \right) + \frac{g}{2} \int \xi \frac{\partial}{\partial \xi} \frac{\partial \Pi}{\partial \xi} \\
 &= -f \langle \xi \rangle - f \left(\underbrace{\xi^2 \Pi|_{-\infty}^{\infty}}_{=0} - \int 2\xi \Pi \right) + \frac{g}{2} \left(\underbrace{\xi \frac{\partial \Pi}{\partial \xi}|_{-\infty}^{\infty}}_{=0} - \underbrace{\int_{-\infty}^{\infty} \frac{\partial \Pi}{\partial \xi}}_{=0} \right) \\
 &= f \langle \xi \rangle
 \end{aligned} \tag{3.28}$$

$$\Rightarrow \langle \xi \rangle_t = \langle \xi \rangle_0 e^{\int_0^t f(\phi(\tau)) d\tau}. \tag{3.29}$$

Con la condición inicial de la figura 3.5: $\phi(0) = A_0/\Omega \Rightarrow \langle \xi \rangle_0 = 0 \Rightarrow \langle \xi \rangle_t = 0$ (es decir, las fluctuaciones se producen alrededor de $\phi(t)$).

Mientras que para el segundo momento se obtiene:

$$\partial_t \langle \xi^2 \rangle = 2f \langle \xi^2 \rangle + g \tag{3.30}$$

que se puede resolver con un factor integrante $\frac{e^{2rt}}{\phi^4}$. Con la condición inicial sin fluctuaciones, $\langle \xi^2 \rangle = 0$ se tiene la solución:

$$\langle \xi^2 \rangle_t = \dots \xrightarrow{t \rightarrow \infty} \frac{d}{2b} \quad (\text{si } r > 0). \tag{3.31}$$

La evolución de la distribución de probabilidad está representada en la figura 3.6. Obsérvese que si $r < 0$ la dinámica lleva al sistema hacia el estado de población nula, de manera que la distribución estacionaria es muy distinta de una gaussiana (porque se anula en $A = 0$). En este caso, las fluctuaciones serán *aproximadamente* gaussianas hasta cierto tiempo.

La expresión completa de $\langle \xi^2 \rangle$ (cuyo límite escribimos arriba) es:

$$\begin{aligned}
 \langle \xi^2 \rangle_t &= \frac{1}{s - ce^{-rt}} 2s^2 bd (1 - e^{-2rt}) \\
 &\quad - sc(4b^2 + 10bd)e^{-rt}(1 - e^{-rt}) \\
 &\quad 2c^2 r(4b^2 + 4bd)te^{-2rt} \\
 &\quad - c^3(2b + d)e^{-2rt}(1 - e^{-rt}).
 \end{aligned} \tag{3.32}$$

Esto completa el análisis. Mencionemos adicionalmente que:

Si el sistema incluyera la competencia directa $A + A \xrightarrow{c} A + E$, habría que poner los correspondientes términos en las probabilidades de transición y proceder de igual manera. Como las expresiones son más largas, se eligió considerar solamente dos procesos de transición.

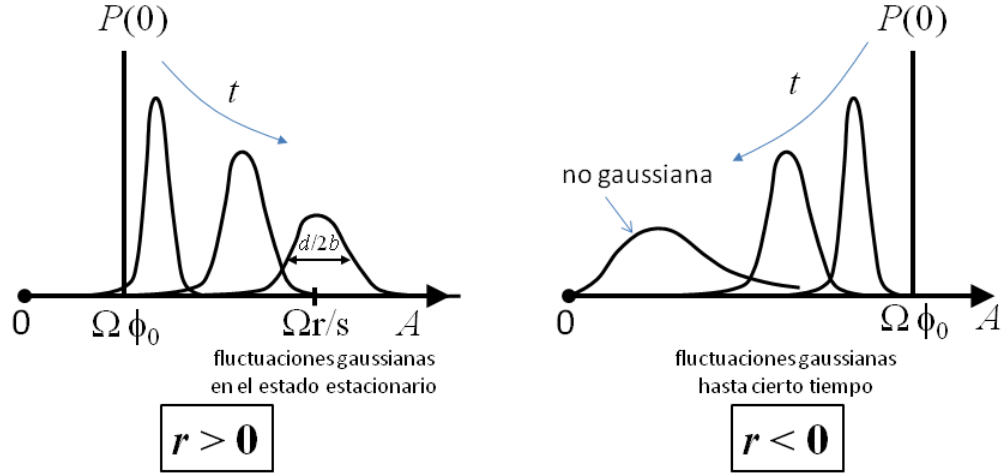


Figura 3.6: Evolución temporal de la distribución, con fluctuaciones gaussianas y no gaussianas en el estado estacionario.

Si el sistema tuviera más especies, se procedería de igual manera. La distribución de probabilidad sería multi-variable: $P(A, B, t)$ para dos especies, así como la ecuación maestra. El Ansatz sería: $A(t) = \Omega\phi(t) + \sqrt{\Omega}\xi(t)$; $B(t) = \Omega\psi(t) + \sqrt{\Omega}\eta(t)$, y habría operadores ϵ_A , ϵ_B , ϵ_A^{-1} , ϵ_B^{-1} . La ecuación de Fokker-Planck sería también multidimensional, en los ruidos ξ y η . Las ecuaciones, sin embargo, no siempre se pueden resolver analítica y fácilmente como en el ejemplo que acabamos de ver.

3.1.3. Observaciones finales

1. Este método es muy poderoso. Lo que hemos hecho, trabajosamente pero sin grandes dificultades, es un avance significativo respecto de los modelos de campo medio. El que no se dio cuenta, estaba mirando otro canal.
2. La ecuación de Fokker-Planck no contiene a Ω , lo cual justifica *a posteriori* el Ansatz: las fluctuaciones son efectivamente del orden postulado. Si las fluctuaciones crecen hasta ser del orden de la parte macroscópica, el desarrollo falla. Esto puede pasar en la proximidad de un punto crítico.
3. El primer orden de fluctuaciones se llama a veces *linear noise approximation*. No hay necesidad de detenerse allí. El desarrollo es sistemático, y órdenes sucesivos dan correcciones al comportamiento Gaussiano

de las fluctuaciones. El orden siguiente corresponde a fluctuaciones de orden Ω^{-1} , es decir del orden de un solo individuo, y en general es innecesario.

4. Este desarrollo no es un método caprichoso más para resolver una ecuación maestra. Provee nada menos que el sustento de la existencia de las leyes macroscópicas. Y también de la validez de otros métodos aproximados, más bien heurísticos (p. ej. Langevin) en los que se suma un término de ruido a una ley macroscópica conocida.

Capítulo 4

Regulación de la expresión genética

4.1. Circuitos de expresión genética

Dentro del citoplasma coexisten una gran cantidad de sustancias químicas que interactúan unas con otras. Estas reacciones forman una intrincada red en la cual la presencia de unas sustancias afectan la producción, la existencia y la degradación de otras. Es un sistema dinámicamente muy complejo, y su resultado es el metabolismo, lo que la célula *hace*.

De particular interés son las reacciones químicas involucradas en la expresión de los genes, cuyo resultado es la producción de proteínas. Todas las células de un organismo, abarcando una gran diversidad de tejidos, tienen en su núcleo el mismo ADN. Esto es un hecho experimental. A pesar de ello, son muy distintos entre si, cada tipo sintetizando una o unas pocas proteínas (que definen el tipo celular). Esto también es un hecho. Es decir, en cada célula algunos genes están activos y otros están suprimidos. Mediante estudios específicos en organismos sencillos (como el bacteriófago λ) se sabe que esta activación o inhibición es el resultado de la acción de proteínas específicas. (No deje de leer el libro de Jacques Monod [15].)

Consideremos un modelo sencillo de expresión de un gen, como el que representamos en la figura 4.1. Notemos que no hay regulación, sino solamente transcripción y traducción.

Vamos a convertir el fenómeno representado en ecuaciones de balance de masa —similares a las ecuaciones de población de sistemas ecológicos que estudiamos en capítulos precedentes. Llamemos m a la concentración de

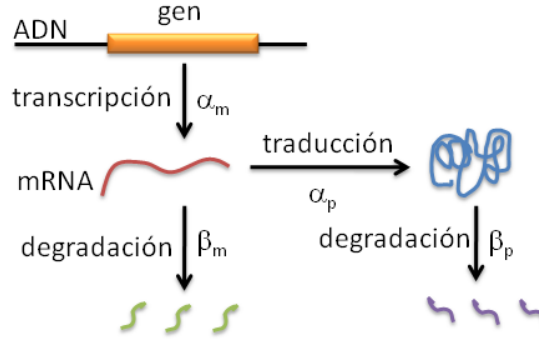


Figura 4.1: Expresión de un gen, a través de los mecanismos de transcripción (del ADN en ARN) y traducción (del ARN en proteína).

mRNA y p a la concentración de la proteína. Tenemos la ecuaciones:

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m - \beta_m m, \quad (4.1)$$

$$\frac{dp}{dt} = \alpha_p m - \beta_p p. \quad (4.2)$$

Es inmediato encontrar el equilibrio de este sistema:

$$\frac{dm}{dt} = \frac{dp}{dt} = 0, \quad (4.3)$$

$$\Rightarrow m^* = \frac{\alpha_m}{\beta_m}, \quad p^* = \frac{\alpha_p}{\beta_p} m^* = \frac{\alpha_m \alpha_p}{\beta_m \beta_p}. \quad (4.4)$$

Veamos un poco los valores aproximados que pueen tomar estos parámetros.

- Transcripción: $\alpha_m \approx 1\text{nM}/\text{min} < 60\text{nM}/\text{min}$.
- Degradación del mRNA: $\beta_m^{-1} \approx 1\text{min} < 20\text{min}$ (vida media).
- Traducción: $\alpha_p \approx 1$ molécula de RNA /min.
- Degradación de la proteína: $\beta_p^{-1} \approx t$ de duplicación.

A su vez, puede observarse que: $m^* \approx 1\text{-}10\text{nM}$, y $p^* \approx 100\text{-}1000\text{nM}$. El volumen de una célula de *E. coli* es $V \approx 10^{-15}\text{l}$, con lo cual tenemos que 1nM equivale a 1 molécula por célula. Así que en el estacionario habrá bastante menos de 10^4 moléculas de proteína o de RNA en el citoplasma de cada célula, que concuerda con los valores observados.

Pasemos al mecanismo de regulación. Supongamos la acción del producto (o de alguno de ellos) sobre el promotor del gen. De esta manera podemos

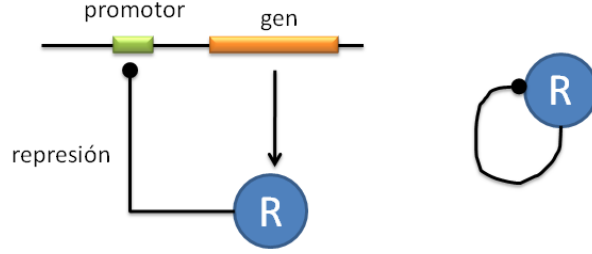


Figura 4.2: Una proteína reprime su propia expresión. Los dos diagramas son habituales.

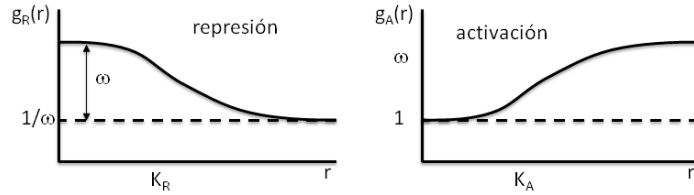


Figura 4.3: Funciones que caracterizan a un represor y a un activador de transcripción. La pendiente de la curva en la inflexión caracteriza su *sensibilidad*, y ω su *capacidad*.

producir tanto represión como activación. Por ejemplo, la figura 4.2 muestra el más sencillo de los mecanismos de represión: la *autorepresión*.

Las ecuaciones dinámicas para este mecanismo serán:

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m g_R(p) - \beta_m m, \quad (4.5)$$

$$\frac{dp}{dt} = \alpha_p m - \beta_p p, \quad (4.6)$$

donde $g_R(p)$ es una función que representa la represión de la proteína sobre la transcripción. Aun sin conocer sus detalles, podemos imaginar que tiene una forma como la que vemos en la figura. Una función “activadora” o estimuladora de la transcripción, a su vez, podrá tener una forma como la de la figura 4.3.

Ciertamente, la represión puede ser más complicada, como en el mecanismo llamado de *toggle switch* que vemos en la figura 4.4. Ésta es una pequeña red de represión mutua. Es de esperar que haya en este sistema dos situaciones posibles: o bien R_1 se expresa mucho, con lo cual se mantiene el nivel de R_2 bajo, o al revés, R_2 es alto, y se reprime a R_1 .

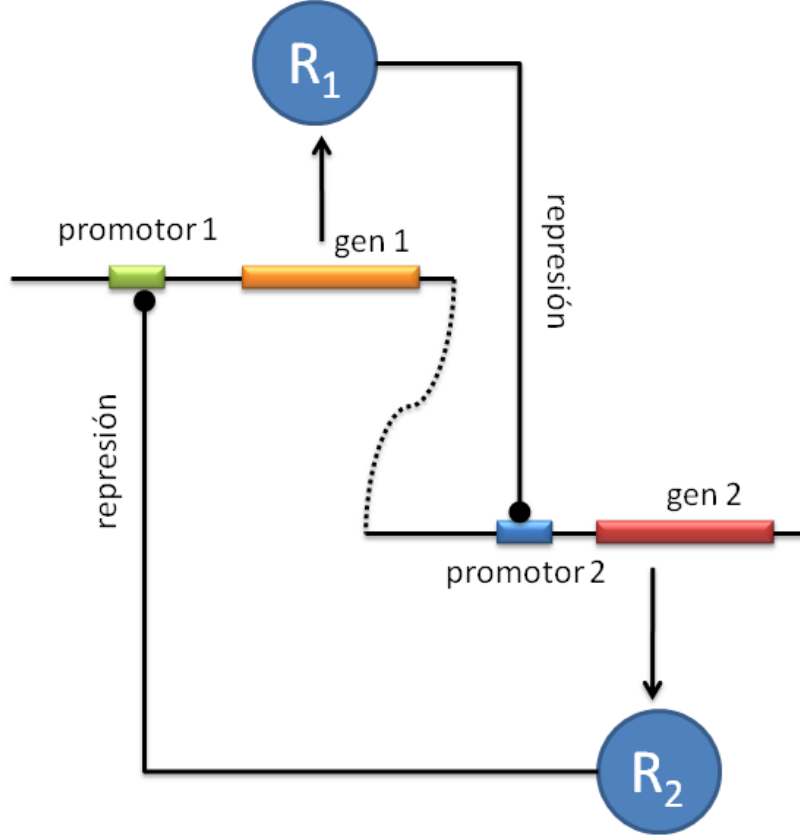


Figura 4.4: Mecanismo de represión mutua o *toggle switch*.

Supongamos que las tasas son las mismas para simplificar el análisis de un sistema de este tipo. Podemos escribir:

$$\frac{dm_1}{dt} = \alpha_m g_R(r_2) - \beta_m m_1, \quad (4.7a)$$

$$\frac{dm_2}{dt} = \alpha_m g_R(r_1) - \beta_m m_2, \quad (4.7b)$$

$$\frac{dr_1}{dt} = \alpha_p m_1 - \beta_p r_1, \quad (4.7c)$$

$$\frac{dr_2}{dt} = \alpha_p m_2 - \beta_p r_2, \quad (4.7d)$$

donde la función g es responsable de la no linealidad del sistema. Hagamos la siguiente aproximación útil: en *E. coli*, el mRNA se degrada mucho más rápido que las proteínas, de manera que $\beta_m \gg \beta_p$. Como consecuencia de

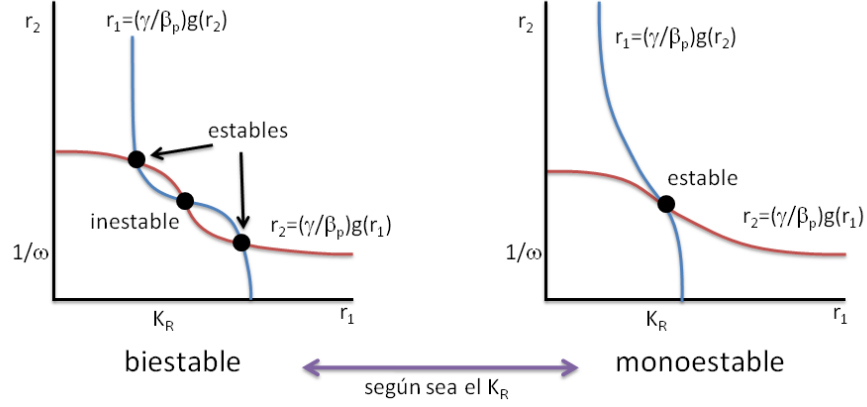


Figura 4.5: Biestabilidad o monoestabilidad en el *toggle switch*.

esto, en la escala de tiempo de evolución de la proteína, el mRNA ya llegó al estacionario. Es decir, $dm/dt \approx 0$. En casos como éste se dice que la concentración de mRNA está *esclavizada* a la concentración de la proteína.

Entonces, en (4.7a) y (4.7b) ponemos $\dot{m}_i = 0$ con lo cual tenemos:

$$m_i(r_j) = \frac{\alpha_m}{\beta_m} g_R(r_j), \quad i, j \in \{1, 2\}. \quad (4.8)$$

Reemplazando (4.8) en (4.7c) y (4.7d) el sistema se reduce a 2 ecuaciones:

$$\frac{dr_i}{dt} = \underbrace{\alpha_p \frac{\alpha_m}{\beta_m}}_{\gamma_0} g_R(r_j) - \beta_p r_i, \quad i, j \in \{1, 2\}. \quad (4.9)$$

En el estado estacionario tendremos:

$$\frac{dr_i}{dt} = 0 = \gamma_0 g_R(r_i^*) - \beta_p r_i^*, \quad (4.10)$$

$$\Rightarrow r_i^*(r_j^*) = \frac{\gamma_0}{\beta_p} g_R(r_j^*). \quad (4.11)$$

Esta ecuación define implícitamente los equilibrios. Usando una forma genérica para g_R podemos encontrarlos (están por supuesto en la intersección de las nulclinas de (4.9)). La figura 4.5 muestra que hay dos situaciones posibles, según cuán abrupta sea la transición entre los niveles de represión alta y baja (que se caracteriza con un parámetro llamado *repressor binding ability*, K_R).

Ejercicio: Escriba las ecuaciones para el sistema de la figura 4.6:

Recapitulemos las suposiciones que permiten hacer modelos de este tipo:

1. Las concentraciones son continuas y diferenciables (lo cual permite escribir ecuaciones diferenciales),
2. Las reacciones son instantáneas, dependen

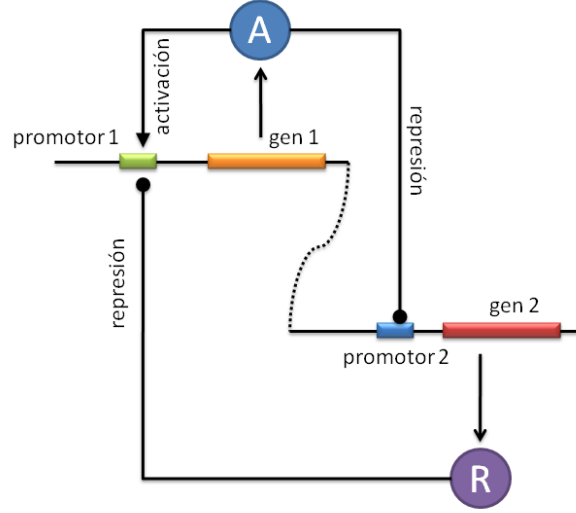


Figura 4.6: ¿Oscilador genético?

del estado del sistema a tiempo t (no hay delays), y 3. Los reactivos están distribuidos homogéneamente dentro de la célula (no hay efectos de transporte). Claramente ninguna de las tres es del todo compatible con lo que sabemos sobre el metabolismo. Por un lado, vimos que en *E. coli* las células involucradas pueden ser muy poquitas. Por otro lado, el citoplasma es muy complejo, y el transporte (pasivo y activo) de las moléculas hace que tanto el espacio como el tiempo que tardan en recorrerlo cumplan roles importantes en los sistemas de reacción.

4.2. Ruido molecular

Usemos una vez más una descripción mediante una ecuación maestra para analizar la cuestión de que el sistema contiene pocas moléculas. Usaremos como variables estocásticas el número de moléculas (por ejemplo, del mRNA). Podemos representar la síntesis de mRNA como un proceso de un paso, como se ve en la figura 4.7.

La ecuación maestra para este proceso es:

$$\begin{aligned} \frac{dP(m, t)}{dt} &= [\underbrace{\alpha P(m-1)}_{\text{ganancia}} + \underbrace{\beta(m+1)P(m+1)}_{\text{pérdida}}] - [\beta m P(m) + \alpha P(m)], \\ &= \alpha[P(m-1) - P(m)] + \beta[(m+1)P(m+1) - mP(m)], \\ &= \alpha(\epsilon^{-1} - 1)P(m) + \beta(\epsilon - 1)mP(m), \end{aligned} \quad (4.12)$$

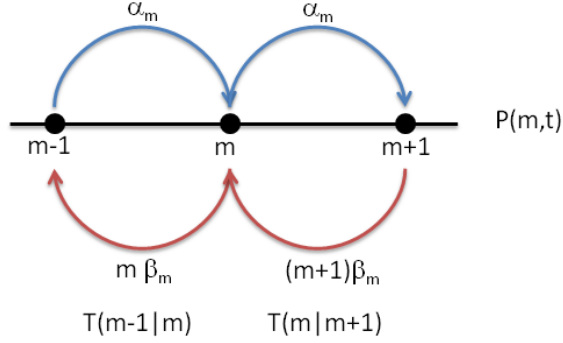


Figura 4.7: Proceso de un paso de la síntesis de mRNA.

donde hemos usado los operadores de paso definidos en el Capítulo 3.

Resolvamos la ecuación (4.12) usando un método distinto: la *función generatriz*. Dada una distribución de probabilidad definimos su función generatriz como:

$$F(z, t) = \sum_{m=0}^{\infty} z^m P(m, t). \quad (4.13)$$

Se la llama así porque “genera” los momentos de P cuando se la evalúan sus sucesivas derivadas en $z = 1$:

$$F(1, t) = \sum P(m) = 1, \quad (\text{normalización de } P), \quad (4.14)$$

$$\left. \frac{\partial F(z, t)}{\partial z} \right|_{z=1} = \sum m z^{m-1} P(m) \Big|_{z=1} = \sum m P(m) \equiv \langle m(t) \rangle, \quad (4.15)$$

$$\left. \frac{\partial^2 F(z, t)}{\partial z^2} \right|_{z=1} = \sum m(m-1) z^{m-2} P(m) \Big|_{z=1} = \langle m^2(t) \rangle - \langle m(t) \rangle. \quad (4.16)$$

En ingeniería se suele llamar a esta función “transformada- z ”, y es una versión discreta de la transformada de Laplace.

La ecuación transformada de la ecuación maestra resulta¹:

$$\frac{\partial F(z, t)}{\partial t} = \alpha(z-1)F(z, t) - \beta(z-1)\frac{\partial F}{\partial z}. \quad (4.17)$$

¹Hay que usar la siguiente propiedad de los operadores de paso: $\sum_{n=0}^{N-1} g(n)\epsilon f(n) = \sum_{n=1}^N f(n)\epsilon^{-1}g(n)$. La diferencia en los límites de la suma es un inconveniente, pero en la práctica resulta casi siempre irrelevante porque los términos faltantes se anulan (van Kampen, [13] VI.3.3).

(Ver [13], cap. VI, sec. 6: *One step processes*, para ver qué se hace con la condición de borde en $m = 0$ para $F(z)$. En general se la puede ignorar y sumar m de $-\infty$ a ∞ .)

El estado estacionario de (4.17), $\partial F/\partial t = 0$ nos da una ecuación lineal en z :

$$\frac{\partial F^*}{\partial z} = \frac{\alpha}{\beta} F^*(z), \quad (4.18)$$

$$\Rightarrow F^*(z) = e^{\frac{\alpha}{\beta}(z-1)}, \quad (4.19)$$

donde hemos usado la condición de borde en $z = 1$: $1 = F(1) = c e^{\frac{\alpha}{\beta}} \Rightarrow c = e^{-\frac{\alpha}{\beta}}$. De aquí podemos obtener los momentos que defnen a la solución buscada $P(m)$. En primer lugar:

$$\left. \frac{\partial F^*}{\partial z} \right|_{z=1} = \left[\frac{\alpha}{\beta} = \langle m \rangle^* \right], \quad (4.20)$$

que coincide con el resultado “macroscópico” obtenido con las ecuaciones de balance de masa.

Luego tenemos:

$$\left. \frac{\partial^2 F^*}{\partial z^2} \right|_{z=1} = \left(\frac{\alpha}{\beta} \right)^2 = \langle m^2 \rangle^* - \langle m \rangle^*, \quad (4.21)$$

$$\Rightarrow \sigma^2 \equiv \langle m^2 \rangle - \langle m \rangle^2 = \langle m^2 \rangle - \langle m \rangle^2 + \langle m \rangle - \langle m \rangle \quad (4.22)$$

$$= \underbrace{\langle m^2 \rangle - \langle m \rangle}_{\left(\frac{\alpha}{\beta} \right)^2} - \underbrace{\langle m \rangle^2}_{\left(\frac{\alpha}{\beta} \right)^2} + \langle m \rangle = \frac{\alpha}{\beta} \quad (4.23)$$

$$\Rightarrow \left[\sigma_*^2 = \frac{\alpha}{\beta} \right]. \quad (4.24)$$

Es decir, en el estado estacionario, $\langle m \rangle = \sigma^2$. En otras palabras, en el estado estacionario $m(t)$ es un proceso de Poisson.

La desviación de un proceso estocástico de un proceso de Poisson suele caracterizarse mediante el *factor de Fano*: $\sigma^2/\langle m \rangle$, que es igual a 1 para el Poisson. Ocasionalmente se usa el parámetro adimensional que caracteriza a las fluctuaciones (una especie de fluctuación relativa, a veces llamada “desviación fraccional”):

$$\eta = \frac{\sigma}{\langle m \rangle} = \sqrt{\frac{\sigma^2}{\langle m \rangle^2}} = \frac{1}{\sqrt{\langle m \rangle}} \text{ en el ejemplo calculado.} \quad (4.25)$$

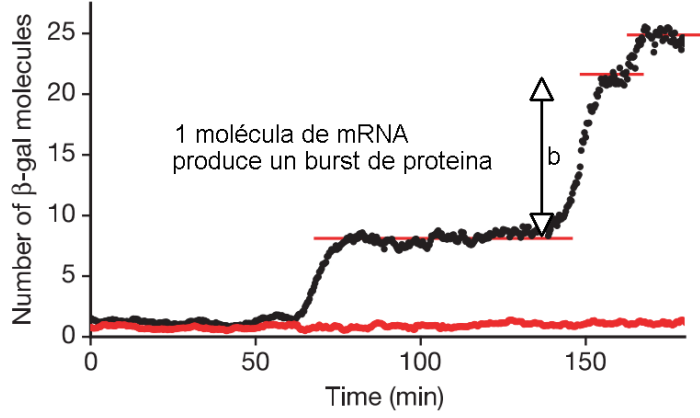


Figura 4.8: Saltos discretos en la cantidad de β -gal, debidos al fenómeno de *burstiness*. Tomado de [16]

Ejercicio: Escriba la ecuación maestra para el sistema mRNA+proteína (2 variables) y resuelva con una $F(z_1, z_2) = \sum_{m,p} z_1^m z_2^p P(m, p, t)$. Calcule la desviación fraccional de la proteína $\eta_p = \sigma_p / \langle p \rangle$.

Lo que se obtiene en el ejercicio propuesto es interesante. La desviación fraccional resulta ser:

$$\eta_p^2 = \frac{\sigma_p^2}{\langle p \rangle^2} = \frac{1}{\langle p \rangle} \left[1 + \frac{\alpha_p}{\beta_m + \beta_p} \right], \quad (4.26)$$

$$\approx \frac{1}{\langle p \rangle} \left(1 + \frac{\alpha_p}{\beta_m} \right) \equiv \frac{1}{\langle p \rangle} (1 + b), \quad (4.27)$$

que define el parámetro b . La aproximación hecha vale para $\beta_m \gg \beta_p$, como dijimos antes. Obsérvese que $b = \alpha_p / \beta_m$ es el número medio de moléculas de proteína producidas antes de que se degrade el mRNA (o sea: por molécula de mRNA mientras dure). Es decir, es una medida de la amplificación de la transcripción mediante la traducción. Se la llama *burstiness* y se la observa experimentalmente! (figura 4.8).

Para hacer algo análogo en el problema del toggle-switch, que no se puede resolver exactamente, habría que hacer una aproximación de ruido lineal (tipo van Kampen). Ver por ejemplo [17, 18, 19].

4.3. Tipos celulares y redes de Kauffman

Cuando el número de genes que integran una red de interacción se vuelve muy grande, es necesario recurrir a un análisis simplificado en lugar de

una descripción dinámica como la de las secciones anteriores. Consideremos por ejemplo que, si cada gen puede regular la activación de algún otro, las posibilidades de regulación crecen rápidamente con el tamaño del genoma (que para el fago λ , claro, es muy pequeño). Por ejemplo, si cada gen es representado por una variable binaria:

$$0 : \text{ inactivo,} \quad (4.28)$$

$$1 : \text{ activo,} \quad (4.29)$$

el número de posibles estados de activación es 2^N . Cada estado de activación podría asociarse a un tipo celular (un tejido) del organismo. En tal caso, tendríamos que el número de tipos celulares crece exponencialmente con N . Sin embargo, lo que se observa es más bien

$$N_{tipos} \approx \sqrt{N}. \quad (4.30)$$

En los seres humanos, por ejemplo, con $N \approx 10^5$, $N_{tipos} = 254$, y no 10^{30000} .

Una propiedad adicional es que cada tipo de célula es sumamente estable. Una vez establecido, se mantiene durante toda la vida de la célula. (Ocasionalmente el patrón de activación genética, sin embargo, puede resultar drásticamente alterado, como es el caso de los oncogenes, que pueden activarse por acción viral y activar la reproducción ilimitada de la célula y desembocar en un cáncer.)

Un enfoque de este tipo de problemas, radicalmente distinto al reduccionismo de la biología molecular, es el desarrollado por Stuart Kauffman a fines de los '60s [20], basado en el análisis de redes booleanas, en las que propiedades similares a la diferenciación celular surgen espontáneamente. Se trata de redes booleanas aleatorias, similares a los autómatas celulares en que son discretos el espacio, el tiempo, y el conjunto de estados $\Sigma = \{0, 1\}$. Pero la forma en que se conectan los elementos es distinta que en los CA.

Para cada uno de los S_i elementos de la red, elegimos al azar K otros elementos, que serán sus vecinos. Los K vecinos entran en la dinámica a través de una función booleana Λ_i de K entradas elegida al azar:

$$S_i(t+1) = \Lambda_i[S_{i1}(t), S_{i2}(t), \dots, S_{iK}(t)]. \quad (4.31)$$

A pesar de la enorme aleatoriedad (en dos niveles: la dinámica y la conectividad) las redes de Kauffman tienen sorprendentes propiedades de auto-organización que las hacen particularmente interesantes desde el punto de vista de la organización del genoma y la diferenciación celular [21]. Kauffman discute además su importancia en el contexto de la evolución prebiótica y el origen de la vida [25, 26].

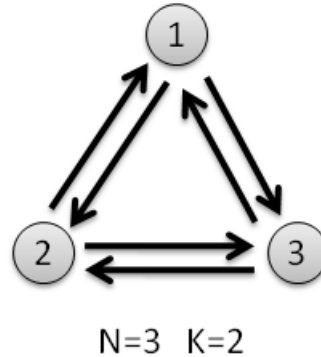


Figura 4.9: Red de 3 nodos y dos inputs, completamente conectada.

4.3.1. Modelos NK

Cada elemento o “gen” recibe entradas de otros K genes entre los N totales. Las entradas alimentan la dinámica mediante una función booleana. El resultado de la función booleana es el “output” del gen, y afecta otros genes conectándose a sus inputs. En la figura 4.9 y las tablas vemos un ejemplo para una red pequeña, con tres nodos y $K = 2$.

1	2	3	1	3	2	2	3	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	0	1	1	0	1	0
1	0	1	1	0	1	1	0	0
1	1	1	1	1	1	1	1	1

En este ejemplo, las funciones asignadas a los nodos 2 y 3 son OR y la correspondiente al nodo 1 es AND. Para este sistema pequeño podemos escribir exhaustivamente todas las transiciones posibles entre los posibles estados de la red, que son $2^3 = 8$:

t			$t + 1$		
1	2	3	1	2	3
0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	1	0
0	1	0	0	0	1
0	1	1	1	1	1
1	0	0	0	1	1
1	0	1	0	1	1
1	1	0	0	1	1
1	1	1	1	1	1

Es fácil identificar los atractores y sus cuencas, que se muestran en la figura 4.10. Vemos que existen tres estados asintóticos a los que llega el sistema, según las condiciones iniciales. Existen puntos fijos (el 000 y el 111) y un ciclo de período 2, entre los estados 001 y 010.

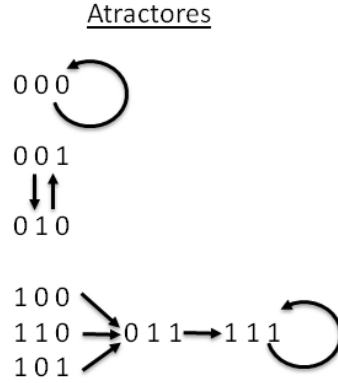


Figura 4.10: Atractores y flujo en la red de la figura 4.9.

A medida que el sistema sea más grande, las posibilidades dinámicas aumentan. El número de funciones booleanas de K entradas es exponencial (dos posibles outputs por cada posible combinación de inputs):

$$N_f(K) = 2 \times 2^K. \quad (4.32)$$

Una red “mediana” puede tener más de una docena de cuencas de atracción, de distintos tamaños. Un caso se muestra en la figura 4.11, donde una multitud de estados *jardín del Edén* (estados sin preimagen) acaban atraídos por un ciclo de período 7.

Paras redes grandes, comparables a genomas, podemos estudiar las siguientes propiedades:

- La longitud del ciclo atractor (de 1 a 2^N).
- El número de ciclos alternativos posibles (de 1 a 2^N).
- El tamaño de la cuenca de atracción de cada atractor.
- La estabilidad de los atractores frente a la perturbación mínima (el “flip” de un estado).
- El “daño” causado por un flip en la dinámica.

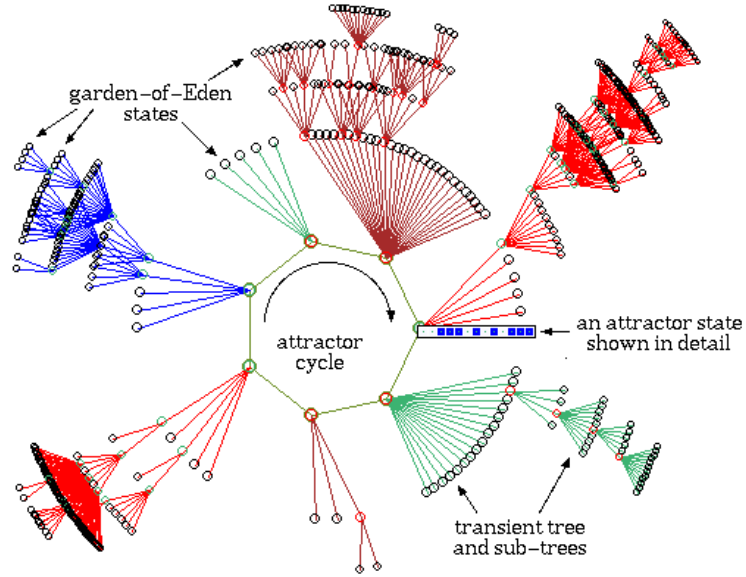


Figura 4.11: Cuenca de atracción (una de las 15) de una red con $N = 13$, $K = 3$. El atractor es un ciclo de período 7. Abarca 604 estados de los 8192 estados de la red.

- Los cambios en los atractores y sus cuencas producidos por una “mutación” (el flip de un dígito en una función booleana).

La hipótesis de Kauffman es que los tipos celulares son atractores de la red genómica, que identificamos con una red NK .

4.3.2. Propiedades dinámicas

Supongamos una red grande, con el estado inicial y las funciones tomados al azar, con lo que nos aseguramos que no existen correlaciones a priori.

Caso $K = N$

Cada elemento recibe como input todos los estados del sistema. Existe una sola conectividad de este tipo. Es el caso más desordenado posible y la dinámica resulta aleatoria.

Longitud de los ciclos: $T_c \approx \frac{1}{2}2^N$.

Número de atractores: $N_a \approx \frac{N}{e}$. (Por ejemplo, $N = 200$, $N_a \approx 74$.)

Los atractores son muy inestables, con separación exponencial entre estados que difieren en 1 bit.

Caso $K = 1$

Este caso tiene los elementos conectados a sólo un vecino, con lo cual muchos quedan formando “colas” y no influyen mayormente en la dinámica.

Número de elementos en bucles desconectados: $N_b \approx \sqrt{N} \ln N$.

Longitud de los ciclos: $T_c \approx e^{1/8 \log^2 N}$.

Número de atractores: $N_a \approx \left(\frac{2}{\sqrt{e}}\right)^{N(1+o(1))}$.

Caso $K = 2$: orden colectivo espontáneo

$K = 2$ es un caso crítico, muy diferente de los demás.

Longitud de los ciclos: $T_c \approx \sqrt{N}$.

Número de atractores: $N_a \approx \sqrt{N}$.

Los atractores resultan típicamente estables frente a perturbaciones minimales, y resistentes a las mutaciones en Λ_i .

El número de atractores es muy reducido (del orden del número de tipos celulares) y espontáneamente resultan muy estables. Por ejemplo, si $N = 10\,000$, tenemos $N_a \approx 100$ y $T_c \approx 100$, con muchos elementos “congelados.”

En $K = 2$ se produce una transición de fase, que se puede caracterizar mediante una magnetización:

$$m(i) = \frac{1}{\tau} \sum_{t=1}^{\tau} S_i(t). \quad (4.33)$$

Si los ciclos son cortos, $m(i)$ tomará valores fraccionarios ($1/4, 1/3, 2/3, 1/2, \dots$). Entonces, el histograma $P(m)$ será:

$P(m)$ con picos aislados en el régimen ordenado.

$P(m)$ con una banda continua más picos en el régimen caótico. Es una situación similar a la transición al caos determinista en un sistema continuo (si bien estos sistemas no pueden ser caóticos, ya que el espacio de configuraciones es finito, por lo cual son necesariamente periódicos).

Caso $K \geq 5$

Longitud de los ciclos: $T_c \approx \frac{1}{2} 2^{bN}$ ($b > 1$).

Número de atractores: $N_a \approx \frac{1}{2} N \log \left[\left(\frac{1}{2} \pm \alpha \right)^{-1} \right] \xrightarrow{K \rightarrow N} \frac{N}{2}$.

En definitiva, las únicas redes con *alta estabilidad homeostática* son las de $K = K_c = 2$. Asimismo, la accesibilidad entre atractores, que permite transiciones entre atractores al producir una mutación, es baja solamente para $K = 2$.

Todos estos resultados fueron obtenidos numéricamente por Kauffman y colaboradores, y analíticamente para $K = N$ y $K = 1$. Pero Bernard Derrida y otros propusieron un procedimiento para demostrar que efectivamente existe un punto crítico.

(Formación de “núcleos duros” y paredes que percolan, fig. de Sci. Am.)

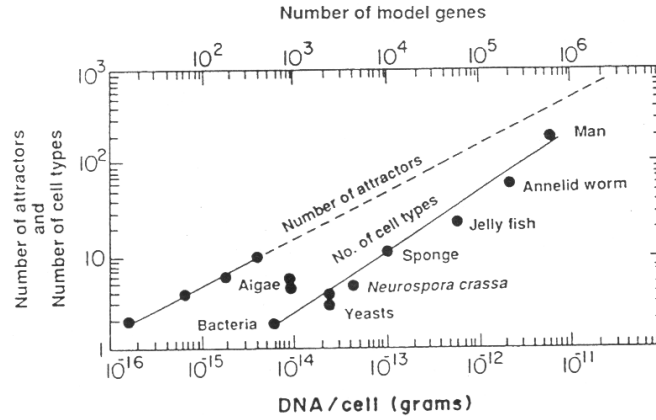


Figura 4.12: Comparación entre el número de atractores y de tipos celulares para distintos tamaños del “genoma”.

4.3.3. Modelo de Derrida

Este modelo de tipo “annealed” permite estudiar la dinámica del solapamiento entre dos configuraciones de una red NK . Las K conexiones de cada sitio, así como las K funciones booleanas, se vuelven a elegir al azar en cada paso de tiempo. Con esta aleatoriedad se pierde el comportamiento asintótico periódico (a lo sumo de período 2^N) de las redes de Kauffman, pero se pueden hacer cálculos analíticos, y se han comprobado las predicciones de acuerdo a lo que se observa en las redes de Kauffman para $N \rightarrow \infty$.

Es un poco sorprendente, pero la dinámica del modelo annealed es similar a la del modelo quenched. Pensemos en lo siguiente: el estado de un elemento i está determinado, a tiempo $t = 1$ por el estado de K^1 otros elementos, a través de un cierto conjunto de funciones aleatoriamente elegidas. Su estado a tiempo $t = 2$ está determinado por el estado de K^2 elementos a $t = 0$, a través de otro conjunto de funciones aleatoriamente elegidas. Y así sucesivamente. Si $N \rightarrow \infty$, esto vale para cualquier tiempo finito: el estado de un elemento está determinado por (un conjunto exponencialmente creciente) de otros estados, a través de conjuntos de funciones siempre distintas (si N es finito esto no es cierto, ya que las funciones empiezan a repetirse). En consecuencia, la dinámica annealed y la dinámica quenched resultarán muy parecidas para sistemas muy grandes.

Supongamos dos redes idénticas en conexiones y funciones, pero en estados iniciales distintos. Definimos:

- El *solapamiento* como la fracción $a(t)$ de sitios homólogos en el mismo estado, a tiempo t .

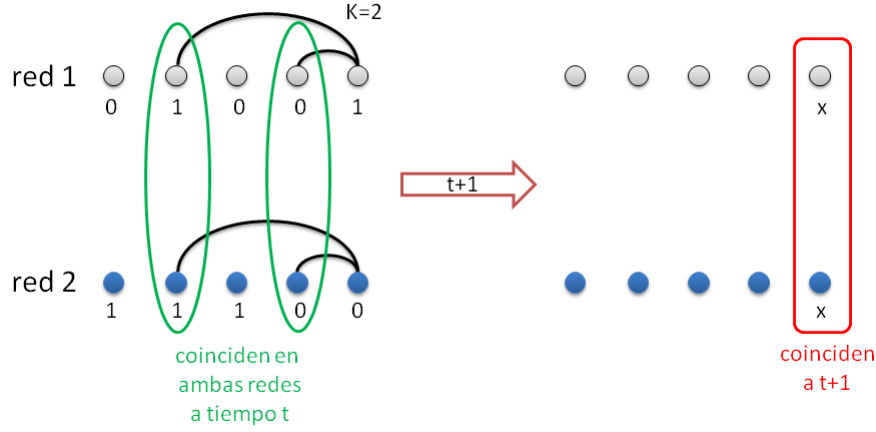


Figura 4.13: Cuando coinciden los estados de los inputs de un nodo de ambas redes, en el tiempo siguiente coinciden los estados de ese nodo.

La probabilidad de que un sitio reciba inputs de K sitios solapados es $a(t)^K$.

Tal sitio va a estar, a $t+1$, en el mismo estado en las dos redes (solapado), sin importar el estado a tiempo t ni la regla en particular. Por lo tanto $a(t)^K$ es una parte de la fracción de sitios solapados a tiempo $t+1$. La figura 4.13 esquematiza esta situación para $K=2$.

La fracción restante $1 - a(t)^K$ aún puede solaparse por coincidencia de la dinámica, aún cuando los vecindarios fuesen diferentes. Como las funciones son asignadas al azar, la mitad de estos sitios resultarán solapados: $1/2(1 - a(t)^K)$.

Es decir, la dinámica del solapamiento es el mapeo:

$$a(t+1) = a(t)^K + \frac{1}{2}(1 - a(t)^K), \quad (4.34)$$

$$= \frac{1}{2}[1 + a(t)^K]. \quad (4.35)$$

Esta ecuación se puede transformar en una ecuación para la distancia de Hamming entre las dos configuraciones, que es el número de bits distintos:

$$d(t) = \sum_{i=1}^N |S_i^{(1)}(t) - S_i^{(2)}(t)| \quad (4.36)$$

y que se relaciona con el solapamiento así:

$$a(t) = \frac{N - d(t)}{N}. \quad (4.37)$$

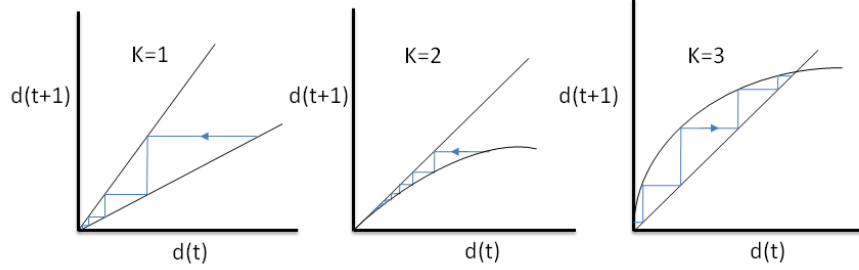


Figura 4.14: Evolución de la distancia de Hamming en el modelo de Derrida, para $K = 1$ y 3 .

Entonces:

$$d(t+1) = \frac{1}{2}[1 - (1 - d(t))^K] \equiv f_K(d). \quad (4.38)$$

Este mapeo tiene un punto fijo, $d^* = 0$, cuya estabilidad está determinada por la derivada:

$$\lambda(K) = \left| \frac{\partial f_K(d)}{\partial d} \right|_{d^*} \quad (4.39)$$

$$= \frac{K}{2}[1 - d^*]^{K-1} \quad (4.40)$$

$$= \frac{K}{2}. \quad (4.41)$$

Es decir, el límite de estabilidad, $\lambda(K_c) = 1$ (es un mapeo), nos da $K_c = 2$. Por debajo, $d^* = 0$ es estable: es la fase “congelada,” en la que la distancia entre configuraciones cae a cero. Por encima, $d^* = 0$ es inestable, y la distancia entre configuraciones crece exponencialmente (fase “caótica”). Estas propiedades son las mismas que se observan en el modelo “quenched” de Kauffman.

4.3.4. Comentarios finales

Es interesante observar un cambio de paradigma que involucran estos estudios sobre el genoma considerado de manera funcional. En pocas palabras, podemos decir que el fenotipo no está determinados *solamente* por el genotipo. En cambio es el genotipo más la topología de la red de interacción entre genes lo que determina el estado de activación del genoma como un todo, y por lo tanto el fenotipo (¡no ya solamente el tipo celular!). Existe cada vez más evidencia de laboratorio de que esto es realmente así en los organismos

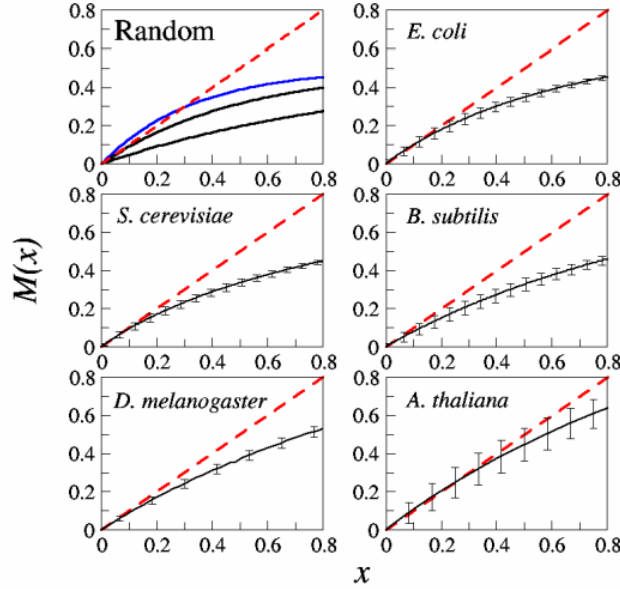


Figura 4.15: Dinámica crítica en redes de organismos reales (de [24]).

reales. Por ejemplo, se ha mostrado que es posible hacer que *E. coli* sintetice o no una proteína fluorescente, simplemente intercambiando las regiones reguladoras de lacR, tetR y λ CI, *sin cambiar las secuencias* de estos genes [22].

A medida que el uso de micro-arrays ha acelerado enormemente el relevamiento de las redes de regulación genética, hay cada vez más evidencia. Por ejemplo, en la planta *Arabidopsis thaliana* se ha relevado una red formada por 15 genes, tanto en su topología como en las conexiones lógicas de su interacción. Simulando una red booleana basada en ella se encuentran 10 atractores, que corresponden a los estados de activación de distintos tejidos de la planta. Más aún, al recablear algunos genes se encuentran patrones de expresión genética que corresponden a mutantes conocidos de la planta [23].

El hecho de que los sistemas “homeostáticos” ocurran sólo a $K = 2$ es un poco decepcionante, ya que en las redes de regulación genómica la conectividad es un poco más grande. Una posible solución para esto son redes con funciones “canalizadas,” es decir sesgadas hacia uno de los estados, el 1, por ejemplo. Es decir, las funciones se eligen a lazar, pero favoreciendo las que producen output 1, con probabilidad q . en tal caso, la transición de fase se corre hacia valores mayores de K . Este sesgo se ha buscado infructuosamente en redes genómicas reales, de manera que no existe aún una respuesta concluyente para este problema. Existe sin embargo cierta evidencia de que la

dinámica del sistema de interacción genética es crítica en algunos organismos. Obsérvese la figura 4.15 que muestra el mapeo equivalente al de la figura 4.14, y se verá que son compatibles con el comportamiento crítico ($K = 2$) del modelo de Derrida [24]. Pero hay también evidencia en contra, y es un tema todavía controversial.

Kauffman ha mencionado también que la topología de la red también afecta esto, obteniéndose el mismo efecto con redes scale-free sin bias que con redes aleatorias con bias (comunicación personal, junto con Maximino Aldana).

Vale la pena mencionar también el trabajo de Luis Morelli y Damián Zanette, sobre sincronización de redes de Kauffman acopladas (PRE **63**, 036204 (2001)).

Capítulo 5

Ondas de población

Todos los fenómenos que hemos descripto con ecuaciones de población ocurren en el espacio extendido. Lo mismo ocurre a otras escalas en los sistemas biológicos: inter- o intra-celularmente, la propagación de una concentración química o de una deformación mecánica, o de una señal eléctrica, etc., determina el curso de la evolución del sistema.

A nivel molecular el mecanismo de transporte suele ser la difusión. A nivel de los organismos el transporte puede ser mucho más complicado, pero en muchos casos una aproximación difusiva no está tan mal. Por ejemplo, en situaciones en las que los individuos ocupan espacios descriptos por distribuciones tipo campana. En otros casos, por ejemplo si hay migraciones, o quimotaxis, etc., el fenómeno puede ser más complicado.

La difusión estándar en una dimensión es de la forma:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad (5.1)$$

donde u es alguna concentración o densidad de población, y D es el coeficiente de difusión. A nivel celular se tiene que $D \approx 10^{-9} \sim 10^{-11} \text{cm}^2/\text{s}$.

El fenómeno de transporte difusivo es muy ineficiente para llevar información de un lado a otro de la célula. Por ejemplo, el tiempo necesario para llevar información a lo largo de una distancia L es el tiempo característico de difusión: $T \approx L^2/D$. Si $L = 1\text{mm}$, tenemos que en la célula $T \approx 10^5 \sim 10^7 \text{s}$, ¡o sea entre 1 día y 3 meses! Evidentemente tiene que haber otros mecanismos en juego.

El comportamiento usual e intuitivo de la difusión: el de borrar estructuras, resulta drásticamente modificado cuando se lo acopla a un mecanismo de reacción:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (5.2)$$

En estos casos ocurre un pequeño milagro matemático y son posibles soluciones tipo onda viajera, en forma de perfiles de que propagan sin cambiar de forma:

$$u(x, t) = u(x - ct) = u(z), \quad \text{con } z = x - ct. \quad (5.3)$$

La forma $u(z)$ parece estacionaria si nos movemos junto con la onda a velocidad c .

5.1. Ecuación de Fisher

El caso clásico y más sencillo de estos fenómenos está descrito por la Ecuación de Fisher-Kolmogorov:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = k u(1 - u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad (5.4)$$

que es la extensión difusiva natural del modelo logístico. Analicemos una versión adimensional:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u(1 - u) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad (5.5)$$

donde hemos hecho el cambio de variables $t' = kt$ y $x' = x\sqrt{k/D}$, y luego dejamos de lado las primas. En un sistema espacialmente homogéneo las soluciones $u(x) = 1$ y $u(x) = 0$ son equilibrios, uno estable y el otro inestable. Esto sugiere buscar soluciones no homogéneas, tipo “frente de onda”, que conecten 1 con 0, con $u > 0$, como se ve en la figura 5.1.

Propongamos $u(x, t) = U(z)$ como solución, con $z = x - ct$ donde c es la velocidad de la onda, y sea $c > 0$ para especificar una situación. Substituimos en (5.5):

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial t} U(x - ct) = \frac{\partial U(z)}{\partial t} = \frac{dU}{dz} \frac{dz}{dt} = -cU', \quad (5.6)$$

$$\frac{\partial u}{\partial x} = \frac{\partial}{\partial x} U(x - ct) = \frac{dU}{dz} \frac{dz}{dx} = U', \quad (5.7)$$

$$\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = \frac{\partial}{\partial x} \frac{\partial u}{\partial x} = \frac{\partial}{\partial x} U' = U'' \frac{dz}{dx} = U''. \quad (5.8)$$

Es decir, podemos escribir la ecuación transformada:

$$U'' + cU' + U(1 - U) = 0. \quad (5.9)$$

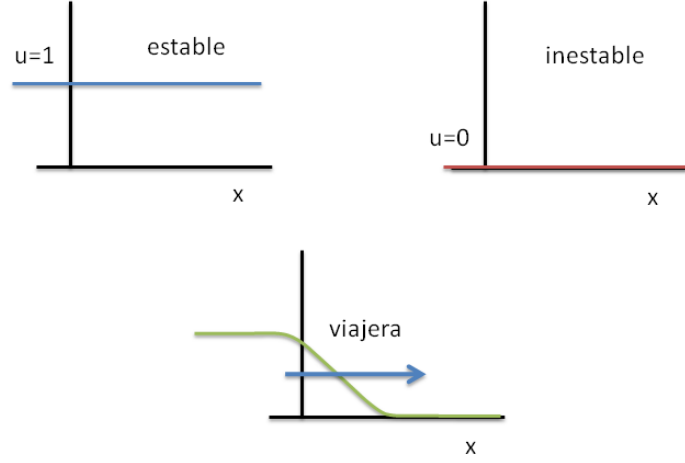


Figura 5.1: Estados estacionarios homogéneos, estable e inestable, de la ecuación de Fisher, y estado no homogéneo que los conecta en forma de “frente”.

Tenemos que determinar ahora el o los valores de c tales que una solución de (5.9) satisfaga:

$$\lim_{z \rightarrow \infty} U(z) = 0, \quad \lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = 1. \quad (5.10)$$

Como (5.9) es una ecuación de orden 2, pasemos al espacio de fases $(U, V) \equiv (U, U')$:

$$U' = V \quad \equiv f, \quad (5.11)$$

$$V' = U'' = -cV - U(1 - U) \quad \equiv g, \quad (5.12)$$

y dividiendo estas dos tenemos que las soluciones satisfacen en el espacio de fases:

$$\frac{dV}{dU} = \frac{-cV - U(1 - U)}{V}. \quad (5.13)$$

Los puntos críticos de este sistema son $(0, 0)$ y $(1, 0)$. Analicemos su estabilidad lineal:

$$\frac{\partial f}{\partial U} = 0, \quad \frac{\partial f}{\partial V} = 1, \quad (5.14)$$

$$\frac{\partial g}{\partial U} = -1 + 2U, \quad \frac{\partial g}{\partial V} = -c, \quad (5.15)$$

$$\Rightarrow J = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -1 + 2U & -c \end{pmatrix} \quad (5.16)$$

$$J_{(0,0)} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -1 & -c \end{pmatrix} \Rightarrow \begin{vmatrix} -\lambda & 1 \\ -1 & -c-\lambda \end{vmatrix} = -\lambda(-c-\lambda) + 1 = \lambda^2 + c\lambda + 1 = 0 \quad (5.17)$$

$$\Rightarrow \lambda_{\pm} = \frac{1}{2}(-c \pm \sqrt{c^2 - 4}) \begin{cases} c^2 > 4 & \text{nodo estable} \\ c^2 < 4 & \text{espiral estable} \end{cases} \quad (5.18)$$

Por otro lado:

$$J_{(1,0)} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & -c \end{pmatrix} \Rightarrow \begin{vmatrix} -\lambda & 1 \\ 1 & -c-\lambda \end{vmatrix} = -\lambda(-c-\lambda) - 1 = \lambda^2 + c\lambda - 1 \quad (5.19)$$

$$\Rightarrow \lambda_{\pm} = \frac{1}{2}(-c \pm \sqrt{c^2 + 4}), \text{ ensilladura.} \quad (5.20)$$

En resumen, si

$$\boxed{c \geq c_0 = 2} \quad (5.21)$$

el origen es un nodo estable, y la situación es la que vemos en la figura 5.2. El frente de onda está descrito por la trayectoria heteroclina que conecta el (1,0) con el (0,0).

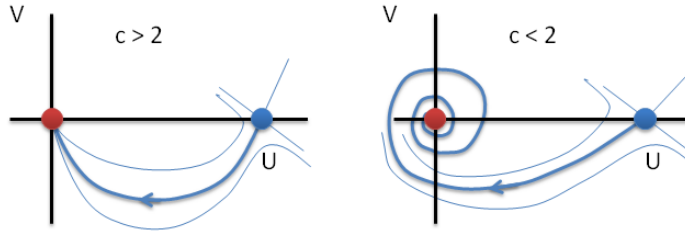


Figura 5.2: Trayectorias heteroclina en el espacio (U, V) , que representan dos posibles formas del frente de onda (5.9).

Por otro lado, si $c \leq c_0$ el origen es una espiral. En su proximidad U oscila con valores negativos, lo cual no es físicamente posible si el modelo describe la evolución de poblaciones o concentraciones.

En términos dimensionales, se tiene que las velocidades permitidas son

$$c \geq c_0 = 2\sqrt{kD}. \quad (5.22)$$

Volvamos a hacer el cálculo del tiempo de propagación en la célula. Ahora el frente se mueve de manera balística con velocidad c , de manera que $c \sim L/T \Rightarrow T \sim L/(2\sqrt{kD})$. Si $k \sim 1$, tenemos $T \approx 10^3 \sim 10^4$ segundos, ¡mucho más razonable!

¿Qué condiciones iniciales $u(x, 0)$ de la ecuación en derivadas parciales son compatibles con estos frentes? Kolmogorov probó (1937) que si $u(x, 0)$ satisface que:

$$u(x, 0) = u_0(x) \geq 0, \quad u_0(x) = \begin{cases} 1 & \text{si } x \leq x_1, \\ 0 & \text{si } x \geq x_2, \end{cases} \quad (5.23)$$

con $x_1 < x_2$ y u_0 continua, entonces $u(x, t)$ evoluciona asintóticamente a un frente propagándose hacia la derecha con velocidad $c = c_0 = 2$.

La ecuación de Fisher es invariante ante el cambio $x \rightarrow -x$, así que hay una solución

$$u(x, t) = U(x + ct), \quad (5.24)$$

de modo que una condición inicial positiva en un dominio (una región acotada) evoluciona hacia dos frentes, de propagación opuesta, como se ve en la figura 5.3.

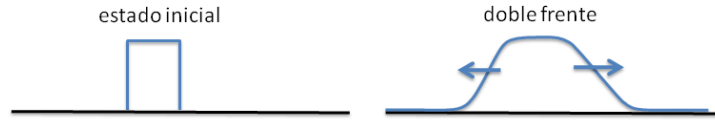


Figura 5.3: Un frente doble evoluciona a partir de un estado inicial con soporte compacto.

No se conocen soluciones analíticas generales de (5.9) o (5.13) (excepto para valores particulares de c). Se puede encontrar sin embargo una solución aproximada (perturbativa) cuando se satisface que $\epsilon \equiv c^{-2} \leq 0,25$ es pequeño. Para $c = 2$ no parece tan pequeño, pero comparaciones con soluciones numéricas muestran que es una buena aproximación. Esta solución puede usarse para mostrar que

$$-U'(0) = \frac{1}{4c} + o\left(\frac{1}{c^5}\right), \quad (\text{para } c \geq 2) \quad (5.25)$$

es decir que las *ondas más rápidas son más chatas*.

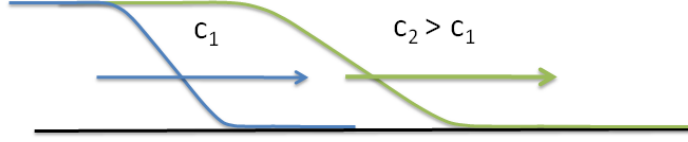


Figura 5.4: Ondas chatas viajan más rápido que ondas abruptas.

Para ecuaciones de reacción-difusión generales:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \quad (5.26)$$

donde f tiene 2 ceros u_1 y u_2 , se tienen también frentes que conectan u_1 con u_2 , con

$$c \geq c_0 = 2\sqrt{f'(u_1)}. \quad (5.27)$$

5.2. Solución aproximada del frente de onda

Aprovechando la invariancia de traslación de la ecuación y de la solución, tomemos en $z = 0$ el punto donde la concentración pasa por el punto medio, $U(0) = 1/2$. Vamos a buscar una solución aproximada, válida en la proximidad de $z = 0$.

Sea el cambio de variable:

$$\xi = \frac{z}{c} = \sqrt{\epsilon}z, \quad U(z) \equiv g(\xi). \quad (5.28)$$

No hay una receta siempre válida para encontrar la transformación adecuada en cada caso. En general se la encuentra probando, hasta que la ecuación transformada da una solución perturbativa que sirva. En este caso tenemos:

$$U'' + cU' + U(1 - U) = 0 \quad (5.29)$$

$$U' = \frac{1}{c} \frac{dg}{d\xi} \quad (5.30)$$

$$U'' = \frac{1}{c^2} \frac{d^2g}{d\xi^2} = \epsilon \frac{d^2g}{d\xi^2} \quad (5.31)$$

$$\Rightarrow \epsilon \frac{d^2g}{d\xi^2} + \frac{dg}{d\xi} + g(1 - g) = 0, \quad (5.32)$$

5. Ondas de población

con:

$$g(-\infty) = 1, \quad g(0) = 1/2, \quad g(\infty) = 0, \quad 0 < \epsilon \leq \frac{1}{c_0^2} = 0,25. \quad (5.33)$$

Observemos que el parametro pequeño ϵ multiplica el orden más alto de la ecuación diferencial. Esto en general desemboca en un problema de *perturbaciones singulares*: al poner $\epsilon = 0$ la solución perturbativa no se comporta bien. En particular, no se comporta bien en los bordes del problema. En este caso, sin embargo (así como en otros problemas de frentes de ondas u ondas de choque) la ecuación reducida da un buen orden 0, gracias al término logístico que se anula en los bordes. Seguimos adelante y buscamos soluciones de la forma:

$$g(\xi, \epsilon) = g_0(\xi) + \epsilon g_1(\xi) + \dots \quad (5.34)$$

Las condiciones de borde (y de centro) para U (y $\forall \epsilon$) imponen:

$$g_0(-\infty) = 1, \quad g_0(0) = 1/2, \quad g_0(\infty) = 0, \quad (5.35)$$

$$g_i(-\infty) = 0, \quad g_i(0) = 1/2, \quad g_i(\infty) = 0, \quad i = 1, 2, \dots \quad (5.36)$$

Substituyendo en la ecuación diferencial (5.32):

$$\epsilon \left[\frac{d^2 g_0}{d\xi^2} + \epsilon \frac{d^2 g_1}{d\xi^2} \right] + \left(\frac{dg_0}{d\xi} + \epsilon \frac{dg_1}{d\xi} \right) + (g_0 + \epsilon g_1)(1 - g_0 - \epsilon g_1) = 0 \quad (5.37)$$

$$\Rightarrow o(1) : \quad \frac{dg_0}{d\xi} + g_0(1 - g_0) = 0 \quad (5.38a)$$

$$o(\epsilon) : \quad \frac{d^2 g_0}{d\xi^2} + \frac{dg_1}{d\xi} - g_0 g_1 + g_1(1 - g_0) = 0 \quad (5.38b)$$

$$\Rightarrow \frac{dg_1}{d\xi} + g_1(1 - 2g_0) = -\frac{d^2 g_0}{d\xi^2} \quad (5.38c)$$

La ecuación (5.38a) es como una logística pero más fácil. Se resuelve haciendo e cambio $y = 1/g_0$ y se obtiene:

$$g_0(\xi) = \frac{1}{1 + ae^\xi} = \frac{1}{1 + e^\xi} \quad (5.39)$$

(teniendo en cuenta que $g_0(0) = 1/2$).

Ahora, podemos usar (5.38c) para transformar (5.38b) haciendo:

$$g'_0 + g_0 - g_0^2 = 0, \quad (5.40)$$

Derivo:

$$g_0'' + g_0' - 2g_0g_0' = 0, \quad (5.41a)$$

$$g_0'' + (1 - 2g_0)g_0' = 0, \quad (5.41b)$$

$$(1 - 2g_0) = -\frac{g_0''}{g_0'} \quad (5.41c)$$

Y usando (5.41c) en (5.38c) tenemos:

$$\frac{dg_1}{d\xi} - \left(\frac{g_0''}{g_0'}\right) g_1 = -g_0'' \quad (5.42)$$

que puede integrarse (ya conocemos g_0) obteniendo para el orden $o(\epsilon)$:

$$g_1(\xi) = -g_0' \ln(4|g_0'|) = \frac{e^\xi}{(1 + e^\xi)^2} \ln \left[\frac{4e^\xi}{(1 + e^\xi)^2} \right]. \quad (5.43)$$

Finalmente, y en términos de las variables originales, podemos escribir:

$$U(z, \epsilon) = \frac{1}{1 + e^{z/c}} + \frac{e^{z/c}}{c^2} \frac{1}{(1 + e^{z/c})^2} \ln \left[\frac{4e^{z/c}}{(1 + e^{z/c})^2} \right] + o\left(\frac{1}{c^4}\right), \quad (5.44)$$

con $c \geq c_0 = 2$ (y donde hemos reemplazado ϵ por su definición $1/c^2$).

Observemos que la peor aproximación en eqrefeq:fisher-pert es para $c = 2$. Sin embargo, la solución aproximada se compara bien con soluciones numéricas aun usando sólo el orden 0 (¡el orden $o(1)$!) del desarrollo.

Por la forma que tiene el frente, la inclinación se puede tomar como la máxima derivada $U'(z)$, es decir en el punto de inflexión donde $U''(z) = 0$:

$$U'' = \epsilon g'' = \epsilon(g_0'' + \epsilon g_1'' + o(\epsilon^2)) = 0 \quad (5.45)$$

$$\Rightarrow g_0'' + \epsilon g_1'' + o(\epsilon^2) = 0 \quad (5.46)$$

$$\Rightarrow \text{(substituyendo)} \xi = 0 \Rightarrow z = 0. \quad (5.47)$$

Entonces:

$$-U'(0) = \frac{1}{4c} + o(c^{-5}) \quad (5.48)$$

es una medida de la inclinación del frente, y está relacionado con su velocidad, como mencionamos más arriba.

Capítulo 6

Juegos evolutivos

La Teoría de Juegos se originó en los esfuerzos para entender los juegos de salón, como el póker y el ajedrez, y su formulación matemática se llevó a cabo para describir diversos comportamientos económicos. En principio, abarca cualquier situación que involucre una interacción estratégica. Provee una manera de calcular la ganancia esperada de los jugadores al elegir distintas estrategias de juego y realizar sus “movidas”. Comprende situaciones de competencia, desde los juegos de salón hasta la guerra, pero también de cooperación y altruismo. Cuando surgió la formulación matemática que forma el núcleo de la teoría, en los años ‘50, fue popular entre los analistas de la Guerra Fría. En los ‘70 los biólogos la adaptaron para describir situaciones de evolución biológica. En los ‘80 renació el interés entre los economistas, lo que llevó al Premio Nóbel otorgado a John Nash en 1994. Hoy en día se ha expandido al currículo de muchas ciencias, desde la antropología hasta la neurobiología, y tiene un potencial para proveer un lenguaje unificador en áreas dispares de la ciencia.

Formalmente, la Teoría de Juegos es el estudio de los resultados que surgen de interacciones estratégicas entre jugadores racionales. Estos resultados dependen de las preferencias de los jugadores, y no de sus intenciones. El significado de esta especie de definición no resultará claro ni preciso a menos que se definan y expliquen todos los términos de la definición. El propósito del presente capítulo es más modesto: proveer una introducción a los conceptos y técnicas fundamentales de la teoría, en particular en aplicaciones pertenecientes al campo del comportamiento animal.

6.1. Introducción a la teoría de juegos

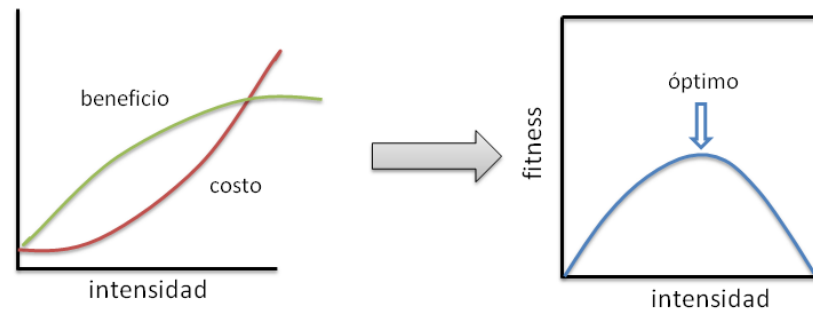
La teoría matemática de los juegos fue inventada por el matemático húngaro John von Neumann y por Oskar Morgenstern en 1944 [30]. En sus comienzos, una serie de consideraciones teóricas limitaron considerablemente su aplicabilidad. Esta situación fue cambiando gradualmente hasta que, hacia fines de los 70s y durante los 80s, se produjeron desarrollos espectaculares, fundamentalmente gracias al trabajo de John Maynard Smith [32] y su concepto de *estrategia evolutivamente estable* (ESS). Von Neumann y Morgenstern estaban al tanto de la dificultad que fue resuelta gracias a las ESS, y de hecho al final del primer capítulo de *Theory of Games and Economic Behavior*, escriben:

We repeat most emphatically that our theory is thoroughly static. A dynamic theory would unquestionably be more complete and therefore preferable. But there is ample evidence from other branches of science that it is futile to try to build one as long as the static side is not thoroughly understood.

Los objetivos originales de la teoría consistían en encontrar principios generales del comportamiento racional. Se esperaba que éste resultara óptimo contra un comportamiento irracional. Se analizaban entonces experimentos imaginarios entre jugadores perfectamente racionales, y que sabían que sus oponentes también lo eran, y que usarían una estrategia similar. Resultó que se estaba pidiendo demasiado, que la racionalidad de los jugadores era una condición demasiado restrictiva y, en última instancia, perjudicial. La “especie” de los jugadores racionales entró en el camino de la extinción al introducirse la doctrina de la “mano temblorosa”: ¿qué pasaría si un jugador creyese que, ocasionalmente, su oponente haría la jugada “incorrecta” en lugar de la “correcta”? Es una cuestión sumamente “racional” de considerar. ¿Qué tan “ocasional” podría ser ese comportamiento? ¿Tiene relevancia que los jugadores se equivoquen “a propósito”, habiendo concebido la jugada correcta, pero no llevándola a cabo?

Una vez abierta la puerta de la irracionalidad, no hubo vuelta atrás: los jugadores ya no son “lógicos perfectos”.

Esta situación resultó en extremo favorable para la teoría, ya que abrió las puertas a innumerables aplicaciones en las ciencias sociales, desde la ética a la economía, desde la política hasta el comportamiento animal. Al no estar restringidos por el comportamiento racional, los jugadores pueden aprender, adaptarse, evolucionar. En lugar de encontrar la solución “perfecta” basada en consideraciones a priori, se trata ahora de estudiar el comportamiento dinámico de modelos de juegos definidos por estrategias, payoffs y mecanismos



de adaptación. No está para nada claro que la situación vaya a alcanzar un estado estacionario.

Ahora bien, ¿por qué es esto relevante para la biología? Todos los aspectos del comportamiento animal tienen alguna influencia en uno de los conceptos centrales de la evolución: la *fitness* (estrictamente, el número de descendientes vivos que el animal produce). La selección natural tiene por efecto que el comportamiento de un animal tienda a *maximizar su fitness*. El comportamiento óptimo —que maximiza la fitness— resulta de un balance entre beneficios y costos. Por ejemplo, consideremos un animal macho que produce un sonido para atraer a las hembras y aparearse. La intensidad del sonido que produce tiene asociado un beneficio y un costo: cuanto más fuerte chillen, por ejemplo, de más lejos lo oirán sus potenciales parejas; pero chillar más fuerte cuesta más energía. La predicción de un *modelo de optimización* para un comportamiento de este tipo será que ambas tendencias tendrán por efecto que la intensidad óptima se encuentre en algún valor intermedio, en principio seleccionado naturalmente.

Ahora bien, en general este animal no se encontrará solo, sino que habrá otros machos tratando de atraer a las mismas potenciales parejas. De manera que el éxito de su comportamiento dependerá no solamente de cuán fuerte chillen, *sino de cuán fuerte chillen los demás*. Una estrategia posible, por ejemplo, sería quedarse callado en medio de sus congéneres chillones. De esta manera no incurre en el gasto asociado a la llamada de apareamiento. Este comportamiento recibe el nombre de *satélite*. Si las hembras no son muy selectivas al acercarse a los machos y se aparean indiscriminadamente con ellos, el macho satélite probablemente tenga una ventaja sobre los otros, ya que percibe los beneficios sin incurrir en los costos. En todo caso, lo que está claro es que la fitness ahora no depende simplemente de la relación entre costos y beneficios, sino que depende también de las *estrategias*, o modos de comportamiento, que ejerzan todos los participantes. Uno puede imaginarse

una cantidad de preguntas relevantes en un caso como éste, tales como: ¿qué fracción de satélites puede haber en una población de machos? ¿qué pasa si los machos se comportan como satélites sólo parte del tiempo? ¿qué tipo de estabilidad tienen estas soluciones? ¿cómo se llega a ellas mediante una dinámica de estrategias? ¿qué pasa si hay imitación de comportamientos? ¿qué pasa cuando se introduce un mutante en una población homogénea?

Presentaremos primero un par de ejemplos, que servirán para introducir algunos conceptos fundamentales, y a continuación volveremos sobre el análisis de chillones y satélites en el marco de la Teoría de Juegos.

6.1.1. Ejemplo: póker simplificado

Comencemos con un ejemplo consistente en un juego bien sencillo (atribuido a John von Neumann), una versión simplificada del póker. Supongamos dos jugadores, y sólo dos cartas:

$$\text{Jugadores} \begin{cases} \text{Johann} & J \\ \text{Sebastian} & S \end{cases}$$

$$\text{Cartas} \begin{cases} \text{As} & A \\ \text{Rey} & K \end{cases}$$

Las reglas del juego son así:

1. Cada jugador aporta 1\$ al pozo.
2. Johann levanta una carta y la mira.
3. Johann tiene dos opciones:
 - a)* Se va al mazo (y Sebastian gana el pozo, 1\$).
 - b)* Apuesta 1\$ más al pozo.
4. Sebastian (que no conoce la carta de J) tiene dos opciones:
 - a)* Se va al mazo (y Johann gana el pozo, 1\$).
 - b)* “Ve” la apuesta y agrega 1\$ al pozo.
5. Johann muestra su carta. Pueden ocurrir dos cosas:
 - a)* Johann tiene el As: J gana, 2\$.
 - b)* Johann tiene el Rey: S gana, 2\$.

Estas son las reglas del juego. Analicemos posibles estrategias:

$$\begin{array}{l} J \left\{ \begin{array}{ll} B: & \text{Blufear, elevar la apuesta independientemente de la carta que tiene.} \\ NB: & \text{No blufear, elevar la apuesta sólo si tiene el As.} \end{array} \right. \\ S \left\{ \begin{array}{ll} V: & \text{Ver, levantar la apuesta si J apuesta.} \\ NV: & \text{No ver.} \end{array} \right. \end{array}$$

Sebastian sólo debe actuar si J eleva la apuesta, si no, no. Notemos que ambos jugadores bien pueden decidir qué estrategia usar aun antes de iniciar la mano.

El resultado es, por supuesto, incierto, ya que depende de la carta que saque J, al azar. Por ejemplo, si Johann elige de antemano NB (no blufear) y Sebastian elige V (ver), los resultados posibles son:

1. Con probabilidad $p = 1/2$, J saca el A, apuesta y gana 2\$.
2. Con probabilidad $p = 1/2$, J saca el K, se va, y pierde 1\$.

El *payoff esperado* de Johann, con estas estrategias, es entonces:

$$+ \frac{1}{2}2\$ - \frac{1}{2}1\$ = 0,50\$ \quad (6.1)$$

Del mismo modo podemos analizar las restantes combinaciones de estrategias de J y de S, que pueden representarse mediante la siguiente *matriz de payoff*:

Payoff de J	Si S ve	Si S no ve
Si J blufea	0	1
Si J no blufea	0.50	0

Como lo que gana Johann es lo que pierde Sebastian, está claro que tenemos una matriz de payoff para Sebastian que es opuesta a la de Johann:

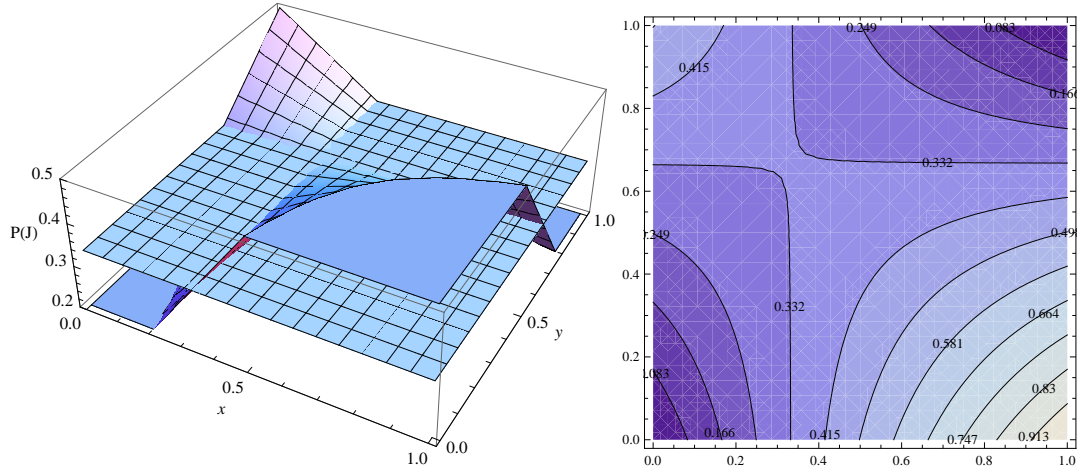
Payoff de S	Si S ve	Si S no ve
Si J blufea	0	-1
Si J no blufea	-0.50	0

Un juego de este tipo se llama de *suma cero*.

Claramente, si J jamás blufea, S no debe jamás ver: así, si bien no gana, minimiza lo que gana J (0 en lugar de 0,50).

Pero, si J puede anticipar que S jamás ve, entonces le conviene blufear siempre: así maximiza lo que gana (1 en lugar de 0,50).

Pero entonces a S le conviene avivarse y empezar a ver, para perder menos. Y entonces a J le conviene dejar de blufear y pasar de ganar 0 a ganar 0.50.



Vemos que rápidamente, los jugadores empezarán a pasearse por las distintas estrategias. Es posible que dejen de predeterminar sus estrategias, y empiecen a usar una u otra, con ciertas probabilidades, al azar. en otras palabras: que dejen de usar estrategias *puras* y empiecen a usar (*estrategias mixtas*).

Llamemos:

x : probabilidad de que J blufear,
 y : probabilidad de que S ve.

El payoff esperado de Johann es:

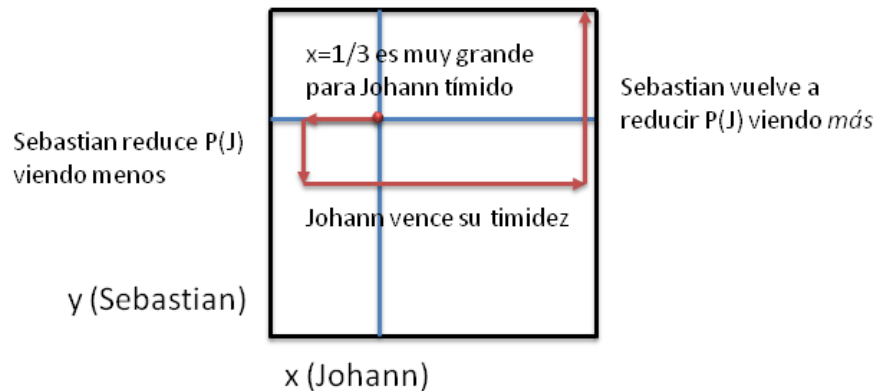
$$P(J) = 1 \times x(1 - y) + \frac{1}{2}(1 - x)y \quad (6.2)$$

$$= x - xy + \frac{1}{2}y - \frac{1}{2}xy \quad (6.3)$$

$$= x + \frac{1}{2}y - \frac{3}{2}xy. \quad (6.4)$$

Esta $P(x, y)$ es un paraboloide hiperbólico, es decir una especie de silla de montar, restringida al espacio $(0, 1) \times (0, 1)$. Es una superficie reglada: si la cortamos paralelamente al eje x , los cortes son líneas rectas, y lo mismo ocurre paralelamente al eje y . Estas rectas son horizontales cuando $x = 1/3$ y cuando $y = 2/3$. En la figura está representada la superficie y su intersección con un plano horizontal de payoff constante, correspondiente al payoff de Johann cuando $x = 1/3$ o $y = 2/3$. También vemos un gráfico de contornos, con tonos proporcionales al payoff.

Supongamos que Johann elige blufear con una probabilidad relativamente alta, $x > 1/3$. Si S se da cuenta, elegirá siempre ver, $y = 1$, para reducir al



mínimo la ganancia de J: $P(J) = x + 1/2 - 3/2x = (1 - x)/2 < 1/3$. Si, en cambio, J elige blufear con $x < 1/3$, Sebastian bien puede elegir no ver nunca, $y = 0$, con lo cual $P(J) = x < 1/3$.

Pero si J elige blufear con exactamente $x = 1/3$, su payoff será $P(J) = 1/3$ independientemente de lo que haga S ($\partial P/\partial y|_{x=1/3} = 0$). De esta manera, Johann tiene un modo de maximizar su payoff mínimo (*minimal* en inglés).

Sebastian puede hacer lo mismo. Si elige $y = 2/3$ (donde $\partial P/\partial x = 0$) se asegura que J no gane más que $1/3$ \$, en promedio. Las estrategias $x = 1/3$, $y = 2/3$ son estrategias *maximin*: lo mejor, si uno asume lo peor.

Pero ¿por qué habría uno de asumir siempre lo peor?

Supongamos que Johann es tímido, y que no se anima a blufear con una probabilidad tan alta como $x = 1/3$, y que usa una menor. Mientras Sebastian no se dé cuenta y, habiendo supuesto “lo peor”, siga usando $y = 2/3$, el payoff de Johann no se reducirá. Por supuesto, a Sebastian le convendría reducir y , para que J gane menos. A este punto, a J le conviene superar su timidez y pasar directamente a blufear siempre, $x = 1$. Y entonces Sebastian... (ver la figura)

Vemos que la estrategia maximin es una especie de equilibrio, pero deja bastante que desear: en cuanto un jugador la abandona, el otro puede tomar ventaja.

En todos los juegos de “suma cero” como éste, existe esta estrategia llamada maximin “conservadora” que le conviene a los dos jugadores a la vez. Pero la mayor parte de los juegos no son de suma cero.

6.1.2. Ejemplo: un juego que no suma cero

Consideremos el juego llamado “Gallina” (*chicken* en inglés, es decir “co-barde”; en español el nombre “gallina” no tienen la misma connotación¹): Johann y Sebastian están a punto de pelear (¡tal vez después de unas manos de póker!) y ambos tienen la opción de presentar pelea o de retirarse.

1. Si ambos se retiran, ninguno obtiene nada.
2. Si sólo uno se retira, le paga 1\$ al otro.
3. Si ambos pelean, ambos pierden, digamos 10\$ (para pagarle al médico, por ejemplo).

La matriz de payoff de Johann es:

Payoff de J	Si S pelea	Si S cede
Si J pelea	-10	1
Si J cede	-1	0

Y la de Sebastian es la misma:

Payoff de S	Si J pelea	Si J cede
Si S pelea	-10	1
Si S cede	-1	0

Claramente, cediendo, J tiene la oportunidad de maximizar su payoff mínimo. En la misma situación está Sebastian: maximiza su payoff mínimo si cede. Pero ¿cederán ambos? Difícilmente. El que crea que el otro cederá, dará pelea. Pero si ambos pelean, a ambos les irá mal, algo que es completamente irracional, pero que hemos visto repetirse una y otra vez tanto en la calle como en la historia humana.

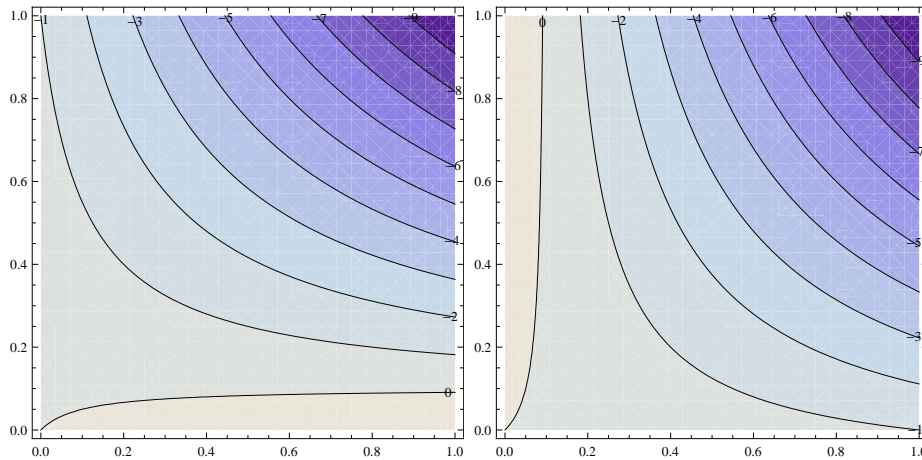
Consideremos nuevamente que ambos eligen sus estrategias de manera aleatoria, con ciertas probabilidades. Sean x e y las probabilidades con las que ambos pelean. El payoff esperado de Johann y de Sebastian es:

$$P(J) = -10xy + x - y, \quad (6.5)$$

$$P(S) = -10xy + y - x. \quad (6.6)$$

En la figura están representado estos payoffs, como contornos de nivel, para ambos jugadores. Obsérvese que es también un paraboloide hiperbólico, pero está recortado de otra manera.

¹Es el famoso juego de dos autos corriendo hacia un acantilado que está representado en la película *Rebelde sin causa*.



Podemos ver que para Johann el payoff de pelear ($-10y + 1(1 - y)$) se iguala al payoff de ceder ($-1y$) cuando $y = 1/10$. Es decir, si Sebastian busca la pelea con probabilidad $y > 1/10$, a Johann le conviene ceder. Si Sebastian pelea con probabilidad $y < 1/10$, a Johann le conviene pelear. Si ambos pelean con probabilidad $x = y = 1/10$, ninguno tiene nada que ganar desviándose de esta estrategia. Están en un *equilibrio de Nash* (por John Nash, premio Nobel de Economía, el de *A Beautiful Mind*, famoso entre la audiencia femenina).

Pero ninguno de los dos tiene un buen motivo para *no* desviarse de $1/10$, siempre que el otro permanezca en $1/10$. Pero si Johann tiene alguna razón para creer que Sebastian está peleando con $y > 1/10$, le conviene no pelar nunca. Y si Sebastian sospecha que Johann tiene tal razón, ciertamente le conviene pelear. ¿Qué debe hacer Sebastian si, por ejemplo, Johann ha buscado pelea en dos de los cinco primeros encuentros? ¿Debe pensar que es alguna fluctuación estadística, o que $x = 0,4$? Aun así, Johann tiene derecho a pensar que Sebastian lo atribuirá a que él está usando un valor de $x > 1/10$. El argumento para $x = y = 1/10$, de nuevo, parece espurio.

Sorprendentemente, fue un biólogo, John Maynard Smith, el primero en ofrecer una explicación convincente de todo esto [32, 33]. Maynard Smith, quien estaba estudiando peleas entre animales, visualizó este juego en un escenario de dinámica poblacional. Imaginemos que en lugar de sólo dos jugadores, tenemos numerosos jugadores que se encuentran al azar en competencias en las que deben decidir si dar pelea o no. Ahora sí tiene sentido que los jugadores den pelea con probabilidad $1/10$. ¿Por qué? Si la probabilidad promedio fuera más alta, a cada jugador le convendría dar pelea con una probabilidad menor, con lo cual baja el promedio de la probabilidad de pelear en la población. Y viceversa. Es un mecanismo de *autorregulación* (dentro

de la población) que conduce al equilibrio $1/10$. Estamos ante una *estrategia evolutivamente estable*.

Este mecanismo de autorregulación es reminiscente del que se observa en la ecología de poblaciones, en donde las especies interactuantes regulan mutuamente sus densidades. Efectivamente, existe una relación muy estrecha. De hecho, el modelo más común de poblaciones interactuantes (Lotka-Volterra) y el modelo más común de dinámica de frecuencia de estrategias (las ecuaciones de replicador) son matemáticamente equivalentes.

6.1.3. Análisis formal de un juego

Acerquémonos de nuevo a la biología, considerando nuevamente el juego de atracción de hembras mediante el comportamiento consistente en emitir sonido. Imaginemos una población de machos, algunos de los cuales chillan, mientras que otros ensayan el comportamiento que hemos llamado satélite: no chillar, intentando aprovecharse de la atracción que causan sus vecinos. El análisis mediante juegos formales no deja de ser una construcción teórica, justificada por la esperanza de que arroje cierta luz sobre el comportamiento animal, de manera que cierto número de simplificaciones son inevitables. En primer lugar, consideraremos que las confrontaciones ocurren de a pares de individuos. Mediante el juego, compiten por cierto recurso (en este caso, acceso a las hembras).

En segundo lugar, no distinguimos estrategias por la intensidad del chillido, sino que las agrupamos todas en una sola estrategia. De manera que tenemos dos estrategias: chillón y satélite. Las confrontaciones pueden ocurrir entre individuos con la misma estrategia o con estrategias distintas:

- Chillón vs Chillón,
- Chillón vs Satélite,
- Satélite vs Satélite.

El resultado de estas confrontaciones, en términos evolutivos, es un cambio en la fitness de cada individuo. En la terminología estándar de los juegos, llamamos payoff al resultado de cada confrontación entre pares. Los payoff se organizan en una matriz de la siguiente manera:

Estrategia focal	Oponente	
	Chillón	Satélite
Chillón	$E(C, C)$	$E(C, S)$
Satélite	$E(S, C)$	$E(S, S)$

donde son usuales las siguientes convenciones:

- La columna de la izquierda lista las estrategias del juego.
- Las estrategias se repiten en los encabezamientos de cada columna.
- Cada celda de la matriz representa una de las posibles confrontaciones, y contiene los payoffs del estratega focal correspondiente (llamados E por “expectation”).
- Cada payoff depende de dos variables: la primera es la estrategia focal, y la segunda es el oponente.
- Cada fila contiene todas las posibles confrontaciones correspondientes a cada posible estrategia focal. En particular, nótese que bien puede ocurrir que $E(C, S) \neq E(S, C)$.

Veamos cómo calcular los payoffs correspondientes a cada posible confrontación. En primer lugar, se necesita una descripción de la estrategia: en qué consiste, cómo se comporta con respecto a las otras estrategias. Esto ya lo tenemos para el ejemplo de chillones y satélites. A continuación necesitamos enumerar y cuantificar los siguientes elementos:

- Probabilidades de ganar y de perder.
- Valor del (o de los) recursos ganados.
- Costos producidos al ganar.
- Costos por perder.

Está claro que los valores de ganancias y costos deben estar expresados en una unidad en común (que en general ignoraremos, expresando todo en unidades arbitrarias). El cómputo de un elemento de la matriz de payoff, entonces, tiene la forma general:

$$E(A, B) = \text{Beneficios por ganar} - \text{Costos}, \quad (6.7)$$

$$= \text{prob. de ganar} \times (\text{valor del recurso} - \text{costo de ganar}) + \\ + \text{prob. de perder} \times \text{costo de perder}. \quad (6.8)$$

Apliquemos estos conceptos al juego entre chillones y satélites. Digamos que el recurso que se gana (acceso a las hembras que se acercan) tiene valor G , mientras que el costo de chillar tiene un valor C (gasto de tiempo, de energía, o simplemente por aumento de la probabilidad de convertirse en

presa). Estos son los únicos valores que necesitamos, y construimos los payoffs de la siguiente manera:

Chillón-chillón. La probabilidad de ganar es $1/2$ (suponemos que no hay variaciones de un animal a otro). Si gana el recurso le aporta G , pero le cuesta C , mientras que si pierde sufre el costo de todos modos. Entonces:

$$E(C, C) = 1/2(G - C) - 1/2C. \quad (6.9)$$

Satélite-chillón. La probabilidad de ganar es ϵ (atribuible a la falta de discernimiento de las hembras). Si gana, obtiene el recurso sin incurrir en gasto alguno. Si pierde, no pierde nada ya que no incurrió en el gasto de chillar. Entonces:

$$E(S, C) = \epsilon G - (1 - \epsilon)0. \quad (6.10)$$

Chillón-satélite. La probabilidad de ganar es $1 - \epsilon$. El resto es como en una confrontación chillón-chillón. Entonces:

$$E(C, S) = (1 - \epsilon)(G - C) - \epsilon C. \quad (6.11)$$

Satélite-satélite. La probabilidad de ganar es $1/2$, pero no se gana nada (ni se pierde, tampoco). Entonces:

$$E(S, S) = 0. \quad (6.12)$$

En definitiva:

	Chillón	Satélite
Chillón	$1/2(G - C) - 1/2C$	$(1 - \epsilon)(G - C) - \epsilon C$
Satélite	ϵG	0

Veamos ahora cómo calcular la fitness de cada estrategia. La fitness es el apyoff de una estrategia mixta, de manera que depende de la frecuencia de los otros comportamientos en la población. Por ejemplo, el éxito reproductivo de un satélite depende de si quienes lo rodean son chillones o satélites. Si los satélites son muy raros, el cambio en la fitness por interactuar con un satélite es relativamente pequeño comparado con el correspondiente cambio si los satélites son abundantes. En el presente ejemplo, dado que tenemos sólo dos estrategias, podemos caracterizar las frecuencias relativas de ellas en la población mediante un solo parámetro:

$$\text{fracción de satélite} = x, \quad (6.13)$$

$$\text{fracción de chillón} = 1 - x. \quad (6.14)$$

Esto nos permite escribir las fitness de ambas estrategias, de la siguiente manera:

$$F(C) = E(C, C)(1 - x) + E(C, S)x, \quad (6.15)$$

$$F(S) = E(S, C)(1 - x) + E(S, S)x. \quad (6.16)$$

Estamos ahora en condiciones de plantearnos una pregunta importante, que más adelante formalizaremos para casos de más estrategias, pero que ahora podemos atacar de manera sencilla porque este problema tiene sólo dos estrategias. La pregunta es la siguiente: puede ser estable una población compuesta exclusivamente por individuos que practican una misma estrategia? Es estable tal situación respecto de la aparición de un mutante o un inmigrante con la otra estrategia? Y en caso de que ninguna de las poblaciones uniformes sea estable, es estable alguna población mixta, con una fracción practicando cada estrategia? Claramente, la respuesta depende de una combinación entre las fitness y las fracciones, y de la herencia de las estrategias. Si una de las estrategias tiene más fitness que la otra, dejará más descendientes los cuales, heredando el comportamiento (la estrategia) de sus progenitores, a su vez dejarán más descendientes. Una de las estrategias aumentará su frecuencia en la población a costa de la otra. Sin embargo, *si las fitness son iguales*, ninguna de las estrategias logrará aumentar su frecuencia. En este caso, podemos visualizar esto graficando las fitness en función de la fracción de satélites x , cosa que se simplifica si a partir de ahora hacemos un ejemplo numérico, poniendo valores en la matriz de payoff. Digamos que el recurso vale $G = 10$, y que el costo por chillar vale $C = 2$. En tal caso:

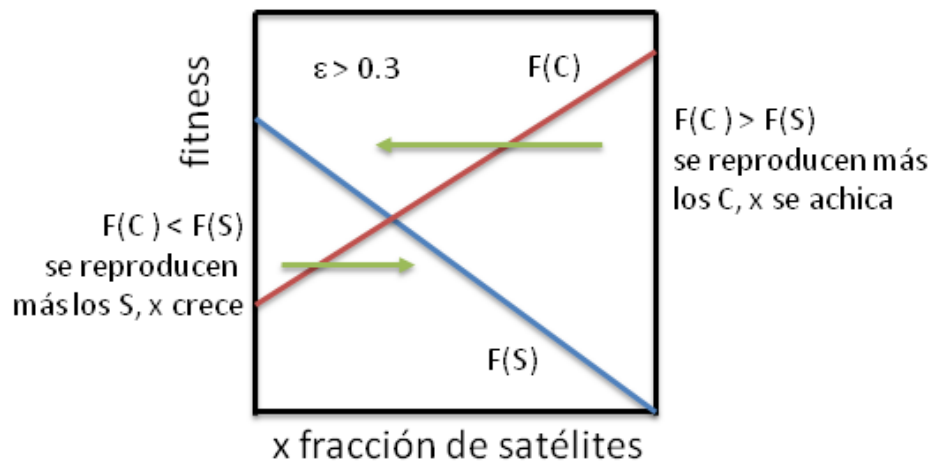
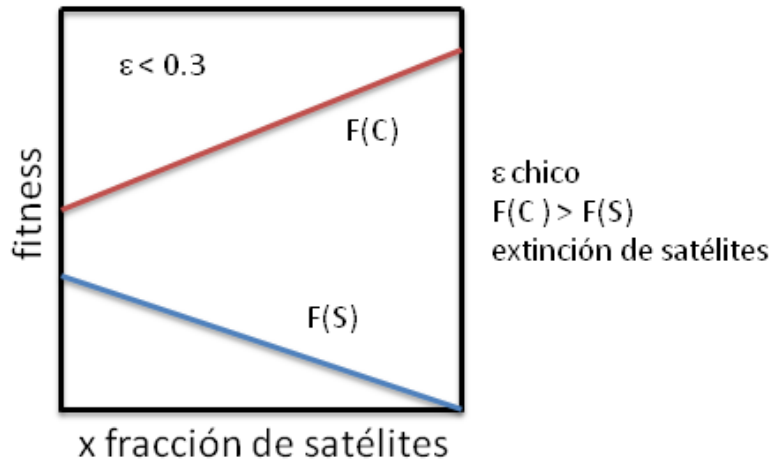
	Chillón	Satélite
Chillón	3	$8 - 10\epsilon$
Satélite	10ϵ	0

con lo cual las fitness son:

$$F(C) = 3(1 - x) + (8 - 10\epsilon)x, \quad (6.17)$$

$$F(S) = 10\epsilon(1 - x). \quad (6.18)$$

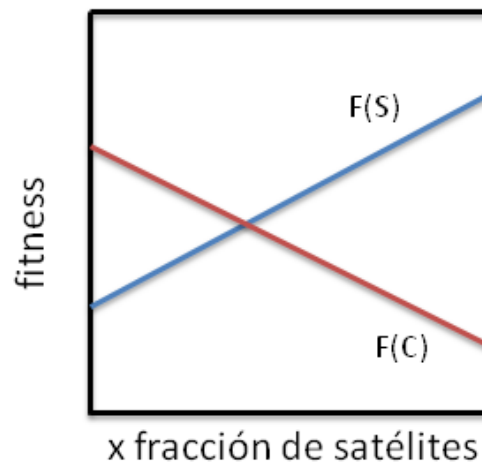
Vemos que las fitness de un población mixta son funciones lineales de x , y podemos distinguir dos casos, según sea el valor de la probabilidad ϵ con respecto a un valor crítico $\epsilon_c = 0,3$:



Vemos que en el segundo caso, cuando $\epsilon > \epsilon_c$, hay una intersección de las fitness con x entre 0 y 1 (recuérdese que x es la fracción de satélites). En esa situación, una subpoblación de chillones convive felizmente con un 20 % de satélites. Si la composición de la población se encuentra a la derecha de la intersección, la fitness de los chillones es superior a la de los satélites, se reproducen más, y su frecuencia aumenta en la población (x disminuye). Si la composición de la población se encuentra a la izquierda de la intersección, la fitness de los satélites es superior, se reproducen más, y aumenta su frecuencia x .

Si $\epsilon < 0.3$, entonces la fitness de los chillones es mayor que la de los satélites para cualquier combinación de poblaciones, de manera que la situación de equilibrio es sin satélites ($x = 0$).

Estas situaciones, que resultan estables respecto de un cambio en la composición de la población, se llaman *estrategias evolutivas estables* (ESS por sus iniciales en inglés). Si la ESS consiste en una sola estrategia, como en el presente ejemplo cuando $\epsilon < 0,3$, la ESS se llama *pura*. Cuando consiste en la coexistencia de dos (o más) estrategias, se llama *mixta*. Si las fitness de las dos estrategias se hubieran cortado de otra manera, como en esta figura, la intersección *no* sería estable.



Ejercicio. Analizar las ESS para el caso general, en función de G y C , identificando las situaciones cualitativamente distintas.

6.1.4. Halcones y Palomas

Un tema recurrente en el estudio del comportamiento animal es la existencia de “luchas formales”, en particular en animales dotados de armas poderosas. El resultado, en general, se alcanza no a través de la pelea física sino después de una serie de amenazas y demostraciones de fuerza. La muerte o las heridas serias rara vez ocurren en estos combates. Después de una secuencia de demostraciones, cada vez más amenazantes, que llegan tal vez al contacto físico (por ejemplo entre los ciervos machos), uno de los contrincantes cede y abandona el combate.

Este tipo de combate requiere una explicación. Después de todo, un macho que efectivamente matase a todos sus rivales, se aseguraría la propagación de sus propios genes. Generaciones subsiguientes heredarían esta propensión a matar. ¿Por qué, entonces, la pelea abierta y total es tan rara?

El biólogo John Maynard Smith usó la teoría de juegos para mostrar, a principios de los 70's, cómo era posible esto. El libro de Maynard Smith, *Evolution and the theory of games* (1982) es una buena referencia.

El principal argumento se basa en un experimento pensado, un modelo de juguete en el que hay dos comportamientos posibles:

1. H: hawks, halcones: Muy agresivos, lucharán tan duramente como puedan por obtener el recurso, retirándose sólo cuando estén heridos. Solemos decir que “escalán” (intensifican, agravan) el conflicto hasta la lucha física o la retirada del oponente.
2. D: doves, palomas: Nunca luchan por el recurso. Hacen demostraciones de agresión, pero se retiran si el otro “escala” el conflicto.

(Los nombres “halcones” y “palomas”, basados en su uso convencional por parte de los seres humanos, son incorrectos, pero se han vuelto populares. La lucha se entiende entre individuos de la misma especie, no de dos especies. Más aún, las palomas verdaderas “escalán”, como se puede leer en los libros de Konrad Lorenz. Desde un punto de vista formal, el juego de Halcones y Palomas es equivalente al de Chicken ya descripto.)

El premio de la pelea puede ser comida, o territorio, o el control de las hembras, y se puede medir en un aumento de “fitness”, o éxito reproductivo). En el caso de lucha física, hay un costo asociado a resultar herido:

Ganador: $+G$

Perdedor: $-C$ si pelea

Los posibles encuentros son:

DD Demostraciones, se miran fijo, se hinchan, se golpean el pecho o lo que sea, y al final uno cede. El ganador recibe G , y el perdedor, nada. El payoff medio es entonces $G/2$.

HD El palomo se retira, y el halcón recibe G .

HH Los dos “escalán” hasta llegar a la lucha física, en la que uno gana y el otro pierde. El ganador recibe G y el perdedor $-C$. El payoff medio es $(G - C)/2$, que puede ser negativo si $C > G$ (cosa que supondremos).

La matriz de payoff entonces es:

	Si encuentra un H	Si encuentra un D
H recibe	$(G - C)/2 < 0$	G
D recibe	0	$G/2$

Hagamos algunas observaciones cualitativas antes de analizar formalmente el juego. En primer lugar, parece bastante obvio que una población compuesta exclusivamente por palomos no puede ser estable. Imaginemos una población de este tipo. Es un lugar fantástico para vivir, todos se llevan bien sin lastimarse y se reparten los recursos pacíficamente. Lo peor que te puede pasar es que pierdas un poco de tiempo haciendo demostraciones, pero en promedio ganás la mitad de las veces, así que no te va tan mal (siempre y cuando el costo de las demostraciones no sea desproporcionadamente grande respecto del valor del recurso!). Imaginemos ahora que aparece un halcón, por mutación o inmigración. Al halcón le va extremadamente bien en sus encuentros con los palomos: les gana siempre, y no sufre ninguna herida. La frecuencia de halcones tenderá a aumentar. Ahora hay unos pocos halcones, a quienes les sigue yendo bien, ya que la mayoría de sus encuentros son con palomos. Y la proporción de halcones sigue aumentando. De modo que D no puede ser una ESS pura.

Pensemos ahora en una población compuesta por halcones. Es un infierno, una jungla. Todo el tiempo hay conflictos que terminan con alguien herido. De todos modos, al igual que en la población de palomos, a nadie le va mejor que al promedio, ya que todos ganan el 50 % de los encuentros. Podría un palomo invadir este desagradable lugar? En principio no parece posible, ya que el palomo perderá *cada encuentro* con un halcón. Sin embargo, pensemos en lo siguiente: Primero, los palomos *no resultan heridos* en los combates, de manera que no reducen su fitness (recordemos que imaginamos que existe una fitness base, y que el resultado del juego lo que hace es aumentarla o reducirla). Segundo, en cuanto aparezcan algunos palomos más, cada uno de ellos ganará el 50 % de los encuentros entre ellos, perdiendo muy poco en ellos (comparado con lo que pierden los halcones entre ellos). En definitiva, H tampoco es una ESS pura.

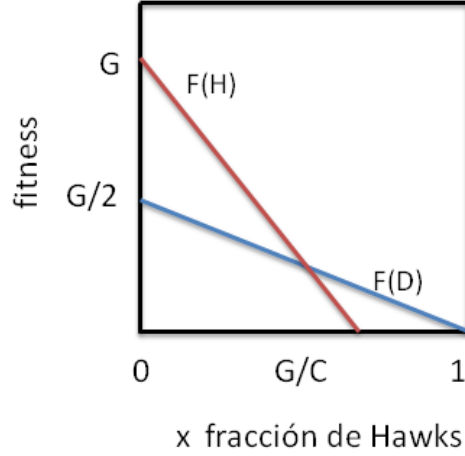
En una población mayoritariamente D , los H se multiplicarían, ya que reciben G mientras que los D recibirían $G/2$ entre ellos.

En una población mayoritariamente H , los D también se multiplicarían, ya que evitan la pelea y no alteran su fitness, mientras que los H pierden $(G - C)/2$ en los combates entre ellos.

El éxito de una u otra estrategia, entonces, depende de la *composición de la población*, ninguna presenta una ventaja de por sí respecto de la otra. Sea:

$$x = \text{fracción de } H, \quad (6.19)$$

$$1 - x = \text{fracción de } D. \quad (6.20)$$



Entonces el aumento de fitness es:

$$F(H) = x \frac{G - C}{2} + (1 - x)G, \quad (6.21)$$

$$F(D) = (1 - x) \frac{G}{2}. \quad (6.22)$$

Tenemos una situación de equilibrio cuando:

$$F(H) = F(D) \Rightarrow x = \frac{G}{C}. \quad (6.23)$$

Si $x < G/C$, a los H les va mejor que a los D y se propagan. Si $x > G/C$, los H empiezan a sacarse los ojos entre ellos, y los D se propagan. La evolución se encarga de mantener la población en el punto fijo estable $x = G/C$.

En particular, si C es muy grande, x será muy chico, lo que explica que las luchas abiertas sean raras entre los animales con armas poderosas, como los ciervos.

Ejercicio. Si la demostración implica un gasto de fitness E (tiempo, energía, etc.), compute la matriz de payoff y la composición de la población en el equilibrio.

Ejercicio. Extienda el modelo, permitiendo otros comportamientos: R, “retaliator”, hace demostraciones hasta que el otro “escala”, en cuyo caso también escala. B, “bullies”, pendencieros que simulan escalar, pero si el otro escala, ceden.

Un comportamiento se llama *evolutivamente estable* si, cuando *todos* los miembros de una población lo adoptan, ningún comportamiento disidente

puede invadirlo (por mecanismos de evolución natural). En el juego de halcones y palomas ninguno de los comportamientos *puros* es evolutivamente estable: cada uno puede ser invadido por el otro.

Ejercicio. Use el simulador de halcones y palomas que se encuentra en http://www.holycross.edu/departments/biology/kprestwi/behavior/ESS/Hawk_v_Dove.html (o programe Ud. uno propio) para estudiar las siguientes cuestiones:

- Modifique los payoffs para ver cómo afectan la ESS.
- Encuentre los valores de G , C y E que permiten la existencia de ESS's puras de halcones o palomas.
- ¿Son realistas los valores de los payoffs que permiten ESS's puras?
- Analice si los cocientes entre costos y beneficios, o sus valores absolutos, son determinantes en el tipo de comportamiento que se observa.

6.1.5. Machos y hembras

Veamos un ejemplo más, para ilustrar un “juego” donde los tipos no son “comportamientos” sino la tendencia genética a producir machos o hembras en la descendencia. A Darwin ya le había llamado la atención la prevalencia de la relación 1/2 entre los sexos, a pesar de que, aparentemente, convendría que hubiese más hembras (como en las poblaciones criadas artificialmente).

Sea:

p = frecuencia de machos entre los descendientes de un individuo.

m = frecuencia de machos en la población.

N_1 = población de la generación F_1 : mN_1 machos y $(1 - m)N_1$ hembras.

N_2 = población de la generación siguiente F_2 .

El número medio de hijos por macho de F_1 es:

$$\frac{N_2}{mN_1}. \quad (6.24)$$

Y el número medio de hijos de una hembra de F_1 es:

$$\frac{N_2}{(1 - m)N_1}. \quad (6.25)$$

El número esperado de *nietos* de un individuo cuya frecuencia de machos es p es:

$$N(p) = p \frac{N_2}{mN_1} + (1 - p) \frac{N_2}{(1 - m)N_1} = \quad (6.26)$$

$$= \left[\frac{p}{m} + \frac{1 - p}{1 - m} \right] \frac{N_2}{N_1}. \quad (6.27)$$

Es decir, su *fitness* es proporcional a

$$W(p, m) = \frac{p}{m} + \frac{1-p}{1-m}. \quad (6.28)$$

Si tenemos una población con fracción de machos q , ¿puede evitar ser invadida por individuos con fracción de machos p ? Esto requiere:

$$F(p, r) < F(q, r) \quad (6.29)$$

donde $r = \epsilon p + (1 - \epsilon)q = q + \epsilon(p - q)$:

$$\frac{p}{q + \epsilon(p - q)} + \frac{1 - p}{q + \epsilon(p - q)} < \frac{q}{q + \epsilon(p - q)} + \frac{1 - q}{q + \epsilon(p - q)}. \quad (6.30)$$

Estas son dos parábolas, y hay que analizar cómo se cruzan. Se puede ver que si $q < 1/2$, cualquier $p > q$ puede invadir. Y si $q > 1/2$, puede ser invadido por un $p < q$. La única situación de equilibrio es cuando $p = 1/2$. (Esto se puede ver graficando los numeradores de esta expresión, en función de p , para q fijo mayor o menor que $1/2$. Se ve las $F(p)$ y $F(q)$ se cruzan en $p = q$, y que cuando $q < 1/2$ la $F(p)$ es mayor que la $F(q)$ para los valores de $p > q$. Y viceversa cuando $q > 1/2$. El parámetro ϵ se debe fijar para que haya una sola intersección en el intervalo $[0, 1]$.

¡El equilibrio los suministran los nietos, no los hijos! Uno podría decir que, dado que hay en general machos superfluos (porque los machos producen más gametos que las hembras) conviene producir hembras. Sin embargo, si nacieran más hembras, habría más hembras en la población, y a un individuo le convendría tener hijos machos, ya que así tendría muchísimos nietos. De esta manera los que producen machos invadirían a partir de la segunda generación. Idem al revés.

6.2. Juegos de forma normal

Ahora que hemos visto algunos ejemplos, vamos a introducir algunas formalizaciones de la teoría de juegos. En particular, vamos a definir los juegos que nos interesan, que son los *juegos finitos de forma normal*. En la primera sección presentaremos las definiciones elementales, la manera de calcular payoffs, y el concepto central de la teoría de juegos no cooperativos: el equilibrio de Nash. En la sección siguiente nos ocuparemos de los juegos evolutivos y su concepto fundamental: la estrategia evolutiva estable.

6.2.1. Teoría de juegos no cooperativos - Equilibrios de Nash

Consideremos un conjunto finito de jugadores I , identificando a cada uno por $i = 1, 2, \dots, n$. Cada jugador tiene a su disposición un conjunto finito de *estrategias puras*:

$$R = \{R_1, R_2, \dots, R_N\}. \quad (6.31)$$

Un vector de estrategias puras para cada jugador, $r = (r_1, r_2, \dots, r_n)$, donde cada r_i es la estrategia utilizada por el jugador i , se llama un *perfil de estrategias*. Para cada perfil de estrategias r , y para cada jugador i , existe el *payoff* $\pi_i(r) \in \mathbb{R}$. Es decir, para cada jugador tenemos una *función de payoff* $\pi_i : R \rightarrow \mathbb{R}$. Todas ellas juntas definen la función de payoff del juego, $\pi : R \rightarrow \mathbb{R}$, $\pi(r) = (\pi_1(r), \pi_2(r), \dots, \pi_n(r))$.

En términos formales, el juego queda definido entonces por la terna $G = (I, R, \pi)$. En adelante vamos a considerar solamente casos con dos jugadores (como los ejemplos de las secciones anteriores), de manera que cada una de las dos funciones de payoff se puede representar por una *matriz de payoff* de U_k de $N \times N$, donde $u_{ij} = \pi_k(i, j)$ para cada $i, j = 1, 2, \dots, N$, representando a las estrategias puras. (Vale la pena destacar que cada jugador podría tener a su disposición un conjunto de estrategias con un número de elementos distinto de los otros jugadores, es decir $R = R_i$. En tal caso, las matrices de payoff son rectangulares.) Cada fila de las dos matrices corresponde a una estrategia pura del jugador 1, y cada columna corresponde a una estrategia pura del jugador 2. Un juego de dos jugadores, entonces, queda especificado por el par de matrices (U_1, U_2) , donde el jugador 1 es el “jugador fila” o focal y el jugador 2 es el “jugador columna” u oponente.

Ejemplo. El juego más famoso de todos es probablemente el Dilema del Prisionero (DP), un juego de dos jugadores en el que cada jugador dispone de dos estrategias: “cooperar” y “traicionar”. Una formulación novelada sería la siguiente:

Dos sospechosos son detenidos en cercanías del lugar de un crimen y la policía comienza aplicar las técnicas de interrogatorio por separado. Cada uno de ellos tiene la posibilidad de elegir entre confesar acusando a su compañero, o de no hacerlo. Si ninguno de ellos confiesa, entonces ambos pasarán un año en prisión acusados de cargar un arma sin autorización. Si ambos confiesan y se acusan mutuamente, los dos irán a prisión por 10 años cada uno, pero si sólo uno confiesa y acusa a su compañero al implicado le caerán 20 años y el acusador saldrá libre por colaborar con

la policía. Cada prisionero debe decidir qué hacer: Confesar o No Confesar.

El Prisionero No. 1 puede razonar de la siguiente forma: “Aquí pueden suceder dos cosas, o mi compañero habla o no habla. Supongamos que confiesa, entonces yo pasaré 20 años en la cárcel, a menos que confiese yo también. Si lo hago sólo estaré 10 años. En este caso es mejor confesar. Por otro lado, si él no confiesa y yo tampoco lo hago, entonces estaré 1 año. Pero si sólo yo confieso saldré libre. De todas maneras es mejor confesar.”

Es de suponer que el Prisionero No. 2 está razonando de la misma manera. Pero si es así, entonces los dos llegarán a la misma conclusión: conviene confesar. Y se pasarán 10 años en la cárcel. Por lo tanto, si ambos actúan “irracionalmente” y se mantienen callados cada uno pasará en prisión sólo 1 año.

Vamos a usarlo en varios ejemplos de cálculo en este capítulo, de manera que veamos una configuración típica de la matriz de payoff del DP:

$$A = \begin{pmatrix} 4 & 0 \\ 5 & 3 \end{pmatrix}, \quad B = \begin{pmatrix} 4 & 5 \\ 0 & 3 \end{pmatrix}. \quad (6.32)$$

Podemos ver que la segunda estrategia del jugador 1 (traicionar) le da un payoff más alto que la estrategia 1, *cualquiera sea la estrategia jugada por el jugador 2* (ya que la segunda fila de A excede a la primera, $5 > 4$ y $3 > 0$). Lo mismo ocurre para el jugador 2, ya que la segunda columna de la matriz B excede a la primera columna. De modo que la racionalidad individual llevaría a ambos jugadores a jugar “traición”, con lo cual ambos obtendrán un payoff de 3. ¡El dilema consiste en que ambos tendrían un payoff mayor si jugaran “cooperar”!

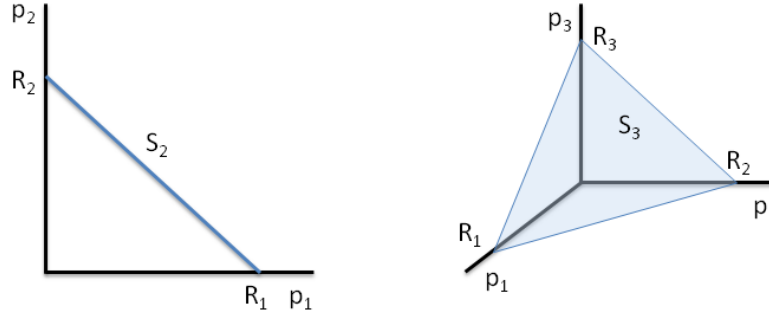
Además de las estrategias puras, existen *estrategias mixtas*, que consisten en usar las estrategias puras con ciertas probabilidades preasignadas:

$$p_1, p_2, \dots, p_N. \quad (6.33)$$

Como $p_i \geq 0$ y $\sum_i p_i = 1$, una *estrategia* \vec{p} es un punto del simplex:

$$S_N = \{\vec{p} \in \mathbb{R}^N / p_i \geq 0 \text{ y } \sum_i p_i = 1\} \quad (6.34)$$

Los versores estándar corresponden a las estrategias puras. El interior de S_N corresponde a las estrategias completamente mixtas. La frontera de S_N corresponde a estrategias en las que se anula una o varias de las p_i .



El *payoff esperado* (estadísticamente, en el caso de ausencia de correlaciones) de jugador focal, si el oponente juega con una estrategia mixta \vec{q} , es:

$$\{U\vec{q}\}_i = \sum u_{ij}q_j. \quad (6.35)$$

(Si hay dos estrategias solamente, tendremos $u_{i1}q + u_{i2}(1 - q)$, ya que $q_1 \equiv q$ y $q_2 = 1 - q$.)

Si a la estrategia \vec{q} el jugador 1 se enfrenta con una estrategia también mixta \vec{p} , su payoff esperado es:

$$\vec{p} \cdot U\vec{q} = \sum_{ij} u_{ij}p_iq_j. \quad (6.36)$$

Ejemplo. Ejemplifiquemos esto con el DP. Si el jugador 2 juega la “cooperar”, el payoff esperado del jugador 1 es la primera columna de la matriz:

$$\pi_1 = \begin{pmatrix} 4 & 0 \\ 5 & 3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 4 \\ 5 \end{pmatrix}. \quad (6.37)$$

Si el oponente juega “traicionar”, el payoff de 1 es la segunda columna de A , $\begin{pmatrix} 0 \\ 3 \end{pmatrix}$. Si el oponente juega una estrategia mixta $\vec{q} = (1 - y, y)$ (traiciona con probabilidad y) el payoff del jugador 1 es:

$$\pi_1 = \begin{pmatrix} 4 & 0 \\ 5 & 3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 - y \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 4 - 4y \\ 5 - 2y \end{pmatrix}. \quad (6.38)$$

Si el jugador 1 también juega una estrategia mixta, $\vec{p} = (1 - x, x)$ (según la cual traiciona con probabilidad x), su payoff esperado es entonces

$$\pi_1 = (1 - x, x) \cdot \begin{pmatrix} 4 - 4y \\ 5 - 2y \end{pmatrix} = 2xy + x - 4y + 4, \quad (6.39)$$

es decir, una función bilineal en x e y . Además, vemos que $\pi_1 = (1 + 2y)x + 4(1 - y)$, que es una función creciente de x , para cualquier estrategia del oponente. De manera que el jugador 1 maximiza su payoff haciendo $x = 1$, $\vec{p} = (1, 0)$, es decir, traicionando siempre.

Está relativamente claro que pueden existir estrategias tales que, si un jugador la ejerce, siempre obtiene menos payoff que si ejerce otra. Tal es el caso de la estrategia “cooperar”, respecto de “traicionar” en el DP. Estas estrategias se llaman *dominadas*, y pueden ser tanto puras como mixtas. Se definen estrategias débilmente dominadas y estrictamente dominadas, usando respectivamente relaciones de menor o igual y de menor estricto, para su payoff respecto del payoff de otra.

La *racionalidad* de los jugadores, que ya hemos mencionado, y que es un postulado de la teoría de juegos no cooperativos, consiste en no usar jamás una estrategia estrictamente dominada². En este caso, todas las estrategias puras estrictamente dominadas pueden ser eliminadas del juego, como si no existieran, sin afectar el resultado. Una vez hecho esto, las relaciones de dominación pueden haber cambiado, de manera que en el juego así reducido puede haber nuevas estrategias puras dominadas. Iterativamente, entonces, se pueden ir eliminando todas las estrategias dominadas. Como hay finitos jugadores y estrategias, este proceso acaba con seguridad alguna vez. Las estrategias sobrevivientes se llaman *no iterativamente dominadas*. Si sobrevive una sola estrategia en este proceso, una estrategia claramente ganadora, el juego se dice *resoluble*. El DP es resoluble en este sentido, ya que la estrategia “cooperar” es dominada, y eliminándola queda una sola estrategia, “traicionar”. Se ve un poco, ahora, que la idea original de toda esta teoría era realmente la solución de los juegos, en el sentido tradicional de la palabra. Es decir, uno no puede dejar de preguntarse si, por ejemplo, el ajedrez (que es ciertamente un juego finito) no tendrá una estrategia ganadora, que lo “resuelva” (como existe para algunos “problemas” de ajedrez, “juegan las blancas y ganan”). Habría que “formalizar” el ajedrez, es decir dar una función de payoff para cada combinación posible de estrategias, tarea gigantesca pero finita.

Una *mejor respuesta* a una estrategia \vec{q} es una estrategia \vec{p} tal que la función $\vec{p} \rightarrow \vec{p} \cdot U\vec{q}$ es máxima. Es decir, el payoff del \vec{p} -estratega es máximo. La mejor respuesta a una estrategia puede no ser única (lo cual es un poco confuso, desde el punto de vista del lenguaje). Una estrategia pura que es mejor respuesta a algún perfil de estrategias mixtas no puede, obviamente, ser dominada. En juegos de dos jugadores vale también la recíproca: una

²Algunos teóricos no permiten a un jugador racional jugar siquiera una estrategia débilmente dominada. Para ellos no es racional Zapata, que sí no la gana...

estrategia pura que no es estrictamente dominada es la mejor respuesta de algún perfil de estrategias. En general, esta recíproca no es válida en juegos de más de dos jugadores.

Y, finalmente, llegamos a una de las piedras angulares de la teoría, en particular de sus aplicaciones económicas, la noción de *equilibrio de Nash*, quien alcanzó fama mundial no por ganar el premio Nobel sino por la película *A beautiful mind*, favorecida especialmente por la audiencia femenina. Un *equilibrio de Nash* \vec{p}^* es una estrategia tal que es una mejor respuesta a sí misma (no decimos “la” porque puede haber más de una, es decir podría ser débilmente dominado). Es decir, cualquier otra estrategia, \vec{q} , contra \vec{p} , obtiene menos payoff que \vec{p} contra \vec{p} . En símbolos:

$$\boxed{\vec{p}^* \cdot U\vec{p}^* \geq \vec{q} \cdot U\vec{p}^*, \quad \forall \vec{q}.} \quad (6.40)$$

Todo juego de forma normal admite al menos un equilibrio de Nash, pero bien puede ocurrir que no sea ninguna de las estrategias puras. Un equilibrio de Nash es *estricto* si es la única mejor respuesta a sí misma. Por ejemplo, en el DP, la estrategia “traicionar” es un equilibrio de Nash estricto (Ejercicio: verificar esto).

NB: Estrictamente, un equilibrio de Nash no es una estrategia sino un perfil de estrategias, una para cada jugador. Esta sutileza me parece que no agrega nada para nosotros, ya que nos interesan juegos simétricos. Por ejemplo, para el DP, el equilibrio de Nash es (traicionar, traicionar). Esto requiere dar una definición de mejor respuesta también en términos de perfiles de estrategias.

Ejercicio. Compute los equilibrios de Nash de las matrices de 2×2 . ¿Cuándo son estrictos? ¿Y puros?

La teoría de juegos no cooperativos, a partir de aquí, demuestra una cantidad de propiedades de los conjuntos de equilibrios de Nash, así como diversos refinamientos de la definición (equilibrios de Nash perfectos, propios, esenciales, simétricos...). Pero nosotros tenemos cuestiones más interesantes por delante.

Prácticamente toda la teoría de los juegos evolutivos trata de juegos llamados simétricos de dos jugadores, en los cuales el conjunto de estrategias disponibles es el mismo para los dos jugadores, y más aún, el payoff de cada estrategia es independiente de qué jugador la juegue. En las matrices de payoff, esto se refleja en que la matriz de payoff del oponente es la transpuesta de la matriz del jugador focal (como ocurre en todos los juegos que hemos visto, y explícitamente en el DP más arriba). Es decir, están definidos por *una sola* matriz cuadrada.

6.2.2. Teoría de juegos evolutivos - Estrategias evolutivas estables

La cuestión central de la teoría de juegos evolutivos es si existe un perfil de estrategias, en una población, que resulte estable frente a perturbaciones. Estas perturbaciones del perfil de estrategias pueden ser, como ya dijimos, la aparición de mutantes con estrategias distintas, o una inmigración de jugadores con estrategias distintas. Se supone en general que los jugadores están “programados”, genéticamente o de otro modo, para jugar una cierta estrategia pura o mixta, y que las confrontaciones ocurren entre pares de jugadores elegidos al azar en la población.

Si en una población de este tipo todos los jugadores juegan el mismo equilibrio de Nash estricto, cualquier desviación resulta penalizada. Pero si juegan un equilibrio *no* estricto, no podemos asegurar que no será invadida por una minoría disidente (como en el juego de Halcones y Palomos). A menos que la población se encuentre en una *estrategia evolutiva estable*. Si la población se encuentra en una tal estrategia, entonces para cada posible mutante existe un umbral de población tal que, si la población mutante es menor que el umbral, entonces el payoff de su estrategia es menor que el del resto de la población.

Observemos que, implícitamente, el concepto de estrategia evolutiva estable está asignando una relación muy cercana entre el payoff de una estrategia y la manera en que se ésta se propaga en la población. Es decir, el resultado del juego representa una ganancia (o pérdida) en términos de fitness para el jugador, y que la estrategia se transmite por herencia a su progenie. Observemos anticipadamente, sin embargo, que (al igual que en el caso de los equilibrios de Nash), la definición de estrategia evolutiva estable no nos dice nada acerca de *cómo* se llega a tal situación de equilibrio. Lo único que le concierne es que, una vez en el equilibrio, éste sea robusto a perturbaciones de tipo evolutivo. La dinámica para llegar (o no) al equilibrio es una parte adicional y menos fundamental de la teoría, de la que nos ocuparemos en capítulos siguientes.

Pongamos la definición en forma simbólica. Supongamos que en una población que practica una estrategia \vec{p}^* , aparece un grupito de mutantes, cuyo tamaño relativo es ϵ , y que practica una estrategia \vec{p} . Decimos que \vec{p}^* es una estrategia evolutiva estable (ESS por sus iniciales en inglés) si el payoff que obtienen los mutantes es menor que el que obtienen los “normales”. Es decir, si:

$$\vec{p} \cdot U[\epsilon \vec{p} + (1 - \epsilon) \vec{p}^*] < \vec{p}^* \cdot U[\epsilon \vec{p} + (1 - \epsilon) \vec{p}^*], \quad (6.41)$$

$\forall \vec{p} \neq \vec{p}^*, \forall \epsilon > 0$ suficientemente chico, es decir $0 < \epsilon < \bar{\epsilon}(\vec{p}) = \text{umbral o}$

barrera de invasión.

La ec. (6.41) se puede reacomodar así:

$$(1 - \epsilon) \underbrace{(\vec{p}^* \cdot U\vec{p}^* - \vec{p} \cdot U\vec{p}^*)}_{(a)} + \epsilon \underbrace{(\vec{p}^* \cdot U\vec{p} - \vec{p} \cdot U\vec{p})}_{(b)} > 0. \quad (6.42)$$

Como esto debe cumplirse para ϵ suficientemente chico, podemos decir que \vec{p}^* es una ESS si y sólo si se cumplen las dos condiciones siguientes:

1. Equilibrio ((a) en la ec. (6.42) no puede ser negativo)

$$\boxed{\vec{p} \cdot U\vec{p}^* \leq \vec{p}^* \cdot U\vec{p}^*, \quad \forall \vec{p} \in S_N.} \quad (6.43)$$

2. Estabilidad (si (a) es =0, (b) es > 0)

$$\boxed{\text{si } \vec{p} \neq \vec{p}^* \text{ y } \vec{p} \cdot U\vec{p}^* = \vec{p}^* \cdot U\vec{p}^* \Rightarrow \vec{p}^* \cdot U\vec{p} > \vec{p} \cdot U\vec{p}.} \quad (6.44)$$

La condición (1) dice que \vec{p}^* es un equilibrio de Nash. Pero esto solo no alcanza porque puede haber más de una mejor respuesta. En ese caso, la condición (2) se asegura de que \vec{p}^* contra \vec{p} dé mejor resultado que \vec{p} contra sí misma.

Teorema: La estrategia $\vec{p}^* \in S_N$ es una ESS si y sólo si

$$\vec{p}^* \cdot U\vec{q} > \vec{q} \cdot U\vec{q} \quad (6.45)$$

para todo $\vec{q} \neq \vec{p}^*$ en algún entorno de \vec{p}^* en S_N .

Es decir, si la condición (2) vale en un entorno, \vec{p}^* es ESS; no hay equilibrios competidores en partes alejadas de S_N .

NB: Corresponde observar que la población debe ser grande, y que debe haber una mutación por vez.

Las siguientes observaciones también son de interés:

- Si $\vec{p}^* \in \text{int } S_N$ es una ESS, entonces es la única, y no hay tampoco otros equilibrios de Nash.
- Hay juegos sin ESS.
- Hay juegos con más de una ESS (necesariamente en la frontera de S_N).

Ejemplo. En el juego de Halcones y Palomas, la estrategia

$$\vec{p}^* = \left(\frac{G}{C}, \frac{C-G}{C} \right) \quad (6.46)$$

es una ESS (sea $\vec{p} = (p, 1-p)$):

$$\vec{p}^* \cdot U\vec{p} - \vec{p} \cdot U\vec{p} = \frac{1}{2C}(G-Cp)^2 > 0 \quad \forall p \neq \frac{G}{C}. \quad (6.47)$$

Detalles de esta última cuenta, con $U = \begin{pmatrix} (G-C)/2 & G \\ 0 & G/2 \end{pmatrix}$:

$$\begin{aligned} p^* \cdot Up &= \frac{G}{C} \left[p \frac{G-C}{2} + (1-p)G \right] + (1-p) \frac{G(C-G)}{2C} \\ &= p \frac{G(G-C)}{2C} + \frac{G^2}{C} - p \frac{G^2}{C} + \frac{G(C-G)}{2C} - p \frac{G(C-G)}{2C} \\ &= p \frac{G(G-C)}{2C} - \frac{G^2}{C} + \frac{G^2}{C} + \frac{GC}{2C} - p \frac{G(C-G)}{2C} \\ &= -pG + \frac{G^2}{2C} + \frac{G}{2} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} p \cdot Up &= p \left[p \frac{G-C}{2} + (1-p)G \right] + (1-p)(1-p) \frac{G}{2} \\ &= \frac{G-C}{2} p^2 + pG - p^2G + \frac{G}{2} - pG + \frac{G}{2} p^2 \\ &= \frac{G}{2} p^2 - \frac{C}{2} p^2 - p^2G + \frac{G}{2} + \frac{G}{2} p^2 \\ &= -\frac{C}{2} p^2 + \frac{G}{2} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} p^* \cdot Up - p \cdot Up &= -pG + \frac{G^2}{2C} + \frac{G}{2} + \frac{C}{2} p^2 - \frac{C}{2} \\ &= \frac{G^2}{2C} - pG + \frac{C}{2} p^2 \\ &= \frac{1}{2C} [G^2 - 2G Cp + C^2 p^2] = \frac{1}{2C} (G - Cp)^2. \end{aligned}$$

Ejemplo. Tengo hecha esta cuenta para *calcular* la ESS del juego de chillones y satélites sin recurrir a la evaluación de $F(C) = F(S)$, sino usando

exclusivamente la definición, pero no estoy muy seguro de cómo interpretarla. Caso $U = \begin{pmatrix} 3 & 8-10\epsilon \\ 10\epsilon & 0 \end{pmatrix}$.

Tomo $p = (x, 1-x)$ y $q = (y, 1-y)$, con p la candidata a ESS y q la oponente. Calculo:

$$(I) : p \cdot Uq^T = x(8-5y-10\epsilon) + 10y\epsilon \quad (6.48)$$

$$(II) : q \cdot Uq^T = (8-5y)y \quad (6.49)$$

\Rightarrow

$$(I) - (II) = (y-x)(5y+10\epsilon-8) > 0. \quad (6.50)$$

Entonces, si $y > x$, entonces $3+5y-10\epsilon > 0 \Rightarrow y > 0,2$. Si $y < x$, idem, $y < 0,2$. Luego, $x = 0,2$.

Ejemplo. Tengo también esta cuenta para el HD, con $U = \begin{pmatrix} -1 & 4 \\ 0 & 2 \end{pmatrix}$, es decir $G = 4$, $C = 6$. En este caso:

$$(I) : p \cdot Uq^T = 2 + x(2-3y) - 2y \quad (6.51)$$

$$(II) : q \cdot Uq^T = (2-3y^2) \quad (6.52)$$

\Rightarrow

$$(I) - (II) = (y-x)(3y-2) > 0. \quad (6.53)$$

Entonces, si $y > x$, entonces $y > 2/3$. Si $y < x$, idem, $y < 2/3$. Luego, $x = 2/3$. Luego $p = (2/3, 1/3)$. Y me parece que eso es todo, así se hace. Este valor de x es el mismo que se obtiene igualando las fitness: $F(H) = F(D) \Rightarrow \{Up^T\}_1 = \{Up^T\}_2$. Eventualmente, uno ahora toma $p = (2/3, 1/3)$, hace la cuenta del ejemplo de arriba, y se obtiene (en la notación de arriba) $\frac{1}{3}(2-3p)^2$ que es mayor que cero, luego es una ESS.

6.2.3. Juegos de población

Existe una generalización de estos conceptos que vale la pena mencionar, aunque sea brevemente. El éxito de una estrategia puede depender, además de la estrategia del oponente, de la composición de estrategias de la población. Supongamos que el payoff f_i de una estrategia pura R_i depende de las frecuencias m_j de las estrategias m_j en la población. Un jugador con estrategia \vec{p} recibirá un payoff:

$$\sum p_i f_i(\vec{m}) = \vec{p} \cdot \vec{f}(\vec{m}). \quad (6.54)$$

Entonces, decimos que \vec{p}^* es una *ESS local* si

$$\vec{p} \cdot \vec{f}(\vec{q}) > \vec{q} \cdot \vec{f}(\vec{q}), \quad \forall \vec{q} \neq \vec{p}^* \quad (6.55)$$

en algún entorno de \vec{p}^* .

Si las funciones $f_i(\vec{m})$ son lineales en \vec{m} , esta situación es igual a la anterior (ya que f es una matriz), pero podría no serlo.

6.3. Guerra de desgaste

El valor relativo del premio por el que se compite, del costo de las eventuales heridas, y del tiempo que se gasta en las demostraciones, por supuesto, depende de cada caso que se estudie. Por ejemplo, en los elefantes marinos machos el premio significa obtener acceso monopólico a un enorme harén de hembras, cuyo valor (en fitness) es muy alto. No es de extrañar, entonces, que las luchas sean crueles y las probabilidades de resultar heridos sean altas. Frente a esto, el costo del tiempo perdido en las demostraciones y en la pelea es presumiblemente bajo. El costo de perder el tiempo para un pajarito en un clima frío, por el contrario, puede ser enorme. Para un pájaro que está alimentando a los polluelos, y que necesita capturar una presa cada treinta segundos, cada segundo de luz diurna es precioso. Algunas especies jamás se trenzan en combates físicos. Sus enfrentamientos son estrictamente rituales, y se resuelven adoptando posturas convencionales. La contienda termina cuando uno de los rivales cede y se retira³. Lo único que hay que hacer para ganar es permanecer firme y mirar airadamente al oponente, hasta que éste se aleje. Obviamente, ningún animal puede permitirse gastar un tiempo infinito en un enfrentamiento como estos. El recurso por el que está compitiendo es valioso, pero no *infinitamente* valioso. Maynard Smith llamó a este tipo de combates “guerra de desgaste” (*war of attrition*), y tiene características interesantes que lo diferencian de los juegos que hemos analizado, por lo cual lo analizaremos a continuación. (Extrañamente, no está discutido en [27] ni en [31].)

Una diferencia crucial de la GD con HD es que, en GD, un animal casi puede garantizar su victoria eligiendo un costo suficientemente alto. En cambio, en HD, un H contra otro H tiene chance de ganar sólo el 50 % de los encuentros.

Supongamos que no hay ninguna asimetría entre los jugadores. Es decir, más allá del hecho de que uno de ellos puede estar dispuesto a esperar más, ninguno de ellos va a abandonar porque percibe que su oponente es más fuerte o nada parecido. Además, cada jugador no tiene conocimiento del tiempo que el otro está dispuesto a esperar. Cada uno, simplemente, espera o hace sus

³Es la estrategia que usan los palomos entre sí (¡pero no la que usan contra los halcones!).

demostraciones hasta que, o bien alcanza su tiempo de abandonar, en cuyo caso abandona, o bien el otro abandona antes y él gana:

- Si el animal focal alcanza su tiempo límite y su oponente no ha abandonado, abandona y pierde.
- Si el oponente alcanza su tiempo límite antes que el focal, el oponente abandona y pierde, y el animal focal gana.
- Puesto que el combate finaliza virtualmente al mismo tiempo para los dos animales, el costo es el mismo para ambos (aunque el ganador estaba dispuesto a pagar más, por supuesto).

Supongamos además, por simplicidad, que el costo x en el que se incurre es proporcional al tiempo (por ejemplo, el tiempo mismo):

$$x = kt. \quad (6.56)$$

Supongamos que se compite por un recurso de valor V , por ejemplo una hembra, y que cada animal decide de antemano cuánto está dispuesto a invertir (esperar) para obtenerlo. Este valor determina su estrategia. Tratemos de ver si una estrategia de este tipo puede ser una ESS. Llamemos c al costo en el que finalmente se incurre al momento que uno de los animales cede. La ganancia neta del ganador:

$$\text{ganancia} = V - c, \quad (6.57)$$

mientras que la pérdida del perdedor es:

$$\text{pérdida} = -c. \quad (6.58)$$

Digamos que se enfrentan dos animales A y B , y que cada uno de ellos está dispuesto a afrontar un costo $c(A)$ y $c(B)$, respectivamente. Los posibles resultados del enfrentamiento son:

Estrategia y resultado	Cambio de fitness de A	Cambio de fitness de B
$c(A) > c(B)$, A gana	$V - c(B)$	$-c(B)$
$c(A) < c(B)$, B gana	$-c(A)$	$V - c(A)$
$c(A) = c(B)$, empate (se decide la posesión del recurso al azar)	$1/2V - c(A)$	$1/2V - c(B)$

Observemos que, como tenemos un continuo de estrategias, no podemos construir una matriz de payoff como en los juegos que analizamos hasta ahora. Pero un análisis sencillo puede hacerse de a pares de estrategias, para verificar

si una estrategia *pura* (es decir, un tiempo de espera predeterminado) puede ser una ESS. Supongamos que en una población todos juegan la estrategia A , y que un mutante A_1 está dispuesto a pagar un costo un poco mayor:

$$c(A_1) = c(A) + \delta c > c(A). \quad (6.59)$$

La matriz de payoff para estas dos estrategias es de 2×2 :

	A	A_1
A	$V/2 - c(A)$	0
A_1	$V - c(A)$	$V/2 - c(A_1)$

En una población mayoritariamente de A es, los payoffs serán los de la primera columna de la matriz, de manera que la estrategia mutante A_1 obtiene una ventaja (ya que gana en todos los encuentros, mientras que A gana prácticamente sólo en la mitad de ellos). De manera que empieza a invadir la población.

¿Qué ocurre si aparece una estrategia A_2 con $c(A_2) > c(A_1)$? Pasará lo mismo que con A y A_1 : la estrategia dispuesta a pagar más obtendrá casi todas victorias, y se esparcirá por la población. Y así sucesivamente, estrategias que consistan en aguantar progresivamente más tiempo podrán imponerse.

Ahora bien, el valor del recurso es siempre el mismo (esto es importante, si bien no lo habíamos dicho antes: algún tipo de recurso puede no ser renovable, y el análisis no es igual), de manera que la ventaja relativa que van obteniendo las estrategias que esperan más es cada vez menor. Eventualmente, habrá una estrategia N con $c(A_N) \geq V/2$. Esta estrategia sigue teniendo ventaja con respecto a las estrategias A , A_1 , etc. ¿Qué ocurre si se enfrenta a un mutante B que no está dispuesto a perder tiempo en las demostraciones, un mutante que cede *inmediatamente*, con $c(B) = 0$? La matriz de payoff es

	A_N	B
A_N	$V/2 - c(A_N) < 0$	0
B	0	$V/2$

Observemos que, según vemos en la primera columna, la estrategia que cede inmediatamente tiene una ventaja evolutiva respecto de la que pierde demasiado tiempo! Sin embargo otra estrategia, que pierda menos tiempo (para la cual $c(A_i) \leq V/2$), puede invadirla.

En definitiva, ninguna estrategia pura puede, en esta guerra de desgaste, imponerse como ESS. El resultado es en cierta forma similar al juego de piedra-papel-y-tijera, ya que las estrategias están ordenadas en un ciclo de victoria mutua. La ESS, un poco también como en piedra-papel-y-tijera,

resultará ser una estrategia mixta en la cual cada jugador juega una estrategia pura al azar. En piedra-papel-y-tijera esta estrategia consiste en jugar al azar cada estrategia pura con probabilidad $1/3$. En la guerra de desgaste, como tenemos un continuo de estrategias puras, una estrategia mixta está caracterizada por una *distribución* de probabilidad $p(x)$. El beneficio neto que una estrategia que gasta c , al ganar —análogo a la Ec. (6.57)— es la suma (la integral) de los beneficios correspondientes a ganar contra cada una de las estrategias, cada una pesada con su probabilidad:

$$\text{ganancia} = \int_0^c (V - x)p(x)dx, \quad (6.60)$$

y la pérdida al perder es

$$\text{pérdida} = c \int_c^\infty p(x)dx. \quad (6.61)$$

(Esta última, ya que el costo de perder es c para enfrentamientos con todas las estrategias que esperan más que c , y la probabilidad de competir con una estrategia que espera más que c es $\int_c^\infty p(x)dx$.)

Teorema 6.1 (Bishop & Cannings, 1978) *Sea I una estrategia mixta con soporte a, b, c, \dots (es decir, a, b, c, \dots son estrategias puras que se juegan con probabilidad distinta de cero). Si I es una ESS, entonces el payoff es constante en su soporte: $E(a, I) = E(b, I) = E(c, I) = \dots = E(I, I)$.*

Explicación: si $E(a, I) > E(b, I)$, entonces convendría jugar a con más frecuencia que b , con lo cual I no sería ESS. (?)

Demostración: Supongamos que

$$E(a, I) > E(I, I). \quad (6.62)$$

Sea P la probabilidad de jugar a , y consideremos a I descompuesta de la siguiente manera:

$$P(a) + (1 - P)(X) \quad (6.63)$$

donde X es I cuando I no es a . Entonces:

$$E(I, I) = PE(a, I) + (1 - P)E(X, I), \quad (6.64)$$

$$< PE(I, I) + (1 - P)E(X, I), \quad \text{por (6.62)}. \quad (6.65)$$

Por lo tanto

$$E(I, I) < E(X, I), \quad (6.66)$$

que contradice la hipótesis de que I es una ESS. Por otro lado, $E(a, I) \not\geq E(I, I)$ por la misma hipótesis. Por lo tanto:

$$E(a, I) = E(I, I), \quad \text{Q.E.D.} \quad (6.67)$$

Sea I definida por una distribución de probabilidad $p(x)$, es decir, la probabilidad de jugar una estrategia que se encuentra entre x y $x + \delta x$ es $p(x)\delta x$. Si c es una estrategia del soporte de I , sabemos por el teorema que $E(c, I)$ es una constante. Calculemos el payoff de c contra I del siguiente modo:

$$E(c, I) = \int_0^c (V - x)p(x)dx - \int_c^\infty cp(x)dx, \quad (6.68)$$

donde el primer término corresponde a los enfrentamientos en que gana la estrategia c (gana $V - x$), y es segundo a aquellos en los que c pierde (pierde c). Por el teorema, sabemos que $\partial E(c, I)/\partial c = 0$. Calculemos esta derivada:

$$\begin{aligned} \frac{\partial E(c, I)}{\partial c} &= (V - c)p(c) - \frac{\partial}{\partial c} \left(c \int_c^\infty p(x)dx \right) \\ &= (V - c)p(c) - \frac{\partial}{\partial c} \left(c \int_c^\infty p(x)dx + \int_0^c p(x)dx - \int_0^c p(x)dx \right) \\ &= (V - c)p(c) - \frac{\partial}{\partial c} \left(c \int_0^\infty p(x)dx - \int_0^c p(x)dx \right) \\ &= (V - c)p(c) - \frac{\partial}{\partial c} \left(c \left[1 - \int_0^c p(x)dx \right] \right) \quad (\text{por norma de } p) \\ &= (V - c)p(c) - 1 + \int_0^c p(x)dx + cp(c) = 0 \end{aligned} \quad (6.69)$$

Luego, nos queda la siguiente ecuación integral para $p(x)$:

$$\int_0^c p(x)dx = 1 - cp(c) - (V - c)p(c) \quad (6.70)$$

$$= 1 - Vp(c) \quad (6.71)$$

cuya solución es:

$$p(x) = \frac{1}{V} e^{-x/V}. \quad (6.72)$$

¿Qué hemos encontrado? Hemos encontrado una estrategia mixta, definida por esta distribución de probabilidad exponencial, que satisface la condición necesaria para ser una ESS. Es decir, es un equilibrio. Para ver que es una ESS falta probar que

$$E(I, c) > E(c, c). \quad (6.73)$$

Esto fue demostrado por Maynard Smith para el caso en que c es una estrategia pura, y por Bishop y Cannings para el caso en que c es una estrategia mixta distinta de I . Lo dejamos para otro momento (me parece que está en [29]).

Ejercicio. La expresión (6.72) es el tiempo que un individuo está dispuesto a continuar (o el costo que está dispuesto a pagar). ¿Cuál es la distribución de la duración de los enfrentamientos, que es lo que puede observarse?

Solución: En un intervalo δt la probabilidad de abandonar es $\delta t/V$. En un enfrentamiento, la probabilidad de que abandone *uno o el otro*, como son eventos independientes, es $2\delta t/V$. La distribución de las duraciones es también exponencial. $P(x) = 2/V \exp(-2x/V)$.

Ejercicio. Discuta una Guerra de desgaste con transmisión de información, en el siguiente caso extremo: no hay diferencia de armamento ni tamaño entre los contendientes, pero hay diferencia de *motivación*, de manejar tal que uno elige c_A y el otro c_B , con $c_A > c_B$, digamos. ¿No le convendría a ambos dar a conocer su elección? De tal modo A obtendría V en lugar de $V - c_B$ y B obtendría 0 en lugar de $-c_B$. Pista: existencia de mentirosos (pág. 35 de [32]).

6.4. Juegos asimétricos: territorialidad

Halcones y Palomos es un juego simétrico: ambos jugadores tienen las mismas estrategias a su disposición, y los mismos payoffs. Si tienen alguna diferencia física, ésta eventualmente puede determinar el resultado del encuentro, pero los jugadores no lo saben de antemano, y no afecta su elección de estrategia.

La mayoría de las confrontaciones reales, por otro lado, son asimétricas: entre machos y hembras, entre jóvenes y viejos, entre chicos y grandes, entre propietario e intruso. La asimetría puede ser evidente de antemano, y afectar la elección de estrategias.

Consideremos la confrontación entre el propietario de un recurso y un intruso. En la práctica, el recurso podría ser de más valor para el propietario (por ejemplo, porque conoce el territorio, o porque le da alguna otra ventaja en un conflicto físico), pero ignoremos este efecto. Introduciremos simplemente una tercera estrategia en el juego de Halcones y Palomos. Vale la pena aclarar que el problema de la propiedad (y la territorialidad) es muy complejo, y que esta sencilla estrategia agregada no es más que un primer paso en la dirección de su estudio, que permite en particular atacar las cuestiones de

estabilidad, invasión, etc.⁴ La estrategia que agregamos, llamada Burgués, es una estrategia condicional respecto de la propiedad del recurso:

$$B : \begin{cases} \text{Si es propietario, juega Hawk, acepta resultar herido.} \\ \text{Si es intruso, juega Dove, no se arriesga.} \end{cases}$$

Supongamos adicionalmente que:

- Cada conflicto tiene lugar entre dos individuos en roles distintos, y que ambos saben con certeza cuáles son estos roles.
- Ambos jugadores tienen disponibles las mismas estrategias.
- El rol es independiente de la estrategia (por supuesto, para un B el rol está condicionado por la estrategia, pero el rol no afecta a B en sí).
- La probabilidad de ser propietario es $1/2$.

La matriz de payoff es:

	H	D	B
H	-1	2	0.5
D	0	1	0.5
B	-0.5	1.5	1

O, en general:

	H	D	B
H	$(G-C)/2$	G	$3/4G-C/4$
D	0	$G/2$	$G/4$
B	$(G-C)/4$	$3G/4$	$G/2$

donde la confrontación BH se calcula como la suma $HH/2+DH/2$.

Observemos que:

Si $G > C$, la única ESS es H: si el recurso es tan valioso que vale la pena resultar herido, la propiedad es irrelevante.

Si $G < C$ la única ESS es B: la propiedad resuelve el conflicto sin escalation.

Obsérvese que todo lo dicho para la estrategia B, vale para la estrategia “paradójica” X:

$$X : \begin{cases} \text{Si es propietario, juega Dove.} \\ \text{Si es intruso, juega Hawk.} \end{cases}$$

⁴Notemos también que, desafortunadamente, la historia de la Humanidad muestra una y otra vez que suele ocurrir que *los dos* adversarios están convencidos de que están en su propio territorio. . .

X es paradójica porque da lugar a una especie de regresión infinita: apenas un propietario pierde el recurso, se convierte en intruso, y ganará el próximo enfrentamiento, y así sucesivamente. Los jugadores son intrusos casi todo el tiempo, de manera que la posesión del recurso resulta efímera. Si el recurso tiene valor sólo si se lo tiene durante un tiempo relativamente largo, es improbable que X ocurra. Sin embargo, si el recurso es valioso aunque sea efímero (una estación para beber o para comer), entonces podría ocurrir la siguiente estrategia:

$$X : \begin{cases} \text{Si ya estuvo un tiempo } T, \text{ juega Dove.} \\ \text{Si todavía no, juega Hawk.} \end{cases}$$

Pero como en la Naturaleza ocurre todo lo que no está prohibido, se conoce un caso de X para un recurso más o menos permanente. La araña social *Oecibus civitas* (artículo en Scientific American) es gregaria, viven en grupos en los cuales cada una construye su tela y tiene un agujero de refugio. Si se saca a una araña de su agujero, ésta dispara hacia el refugio de cualquiera de sus compañeras, la cual no se defiende, sino que lo cede de inmediato y hace lo mismo, produciendo una avalancha de desplazamientos de tela en tela que puede durar varios segundos e involucrar a la mayoría de la colonia.

A pesar de este ejemplo fascinante, lo usual es que el propietario tenga las de ganar en este tipo de confrontaciones. En todo caso, B resulta ser una ESS, es decir que la asimetría (la posesión) provoca la evolución de una estrategia basada en la asimetría misma, a pesar de que la posesión no garantiza una ventaja de éxito respecto del intruso.

6.5. Dinámica de replicador

Preguntas relevantes para la teoría de juegos evolutivos, y que no tienen aplicación en la teoría original, en la que un par de jugadores racionales con completo conocimiento juegan una sola vuelta del juego. ¿Qué relación hay entre los equilibrios de una teoría y el comportamiento colectivo a largo plazo de la otra? ¿Resultan excluidas las estrategias dominadas? ¿Tiende la población, colectivamente, hacia un equilibrio de Nash? ¿Qué comportamientos puede haber si no se tiende al equilibrio? ¿Son algunos equilibrios de Nash más fáciles de alcanzar que otros?

La dinámica de replicador describe la evolución de las frecuencias de estrategias en una población. Provee un sustento dinámico a la noción de estabilidad evolutiva, bajo la suposición de que se pueda describir el sistema de

manera continua. (El término “replicador” fue acuñado por Richard Dawkins en *The selfish gene* (1976). En la versión castellana [28], se los llama “reproductores” pero, con los años, replicador es la palabra que se ha impuesto también en castellano.)

Supongamos que la población está dividida en n tipos E_i , correspondiendo a cada uno una frecuencia x_i en la población.

Cada tipo tiene una fitness f_i , función de la composición \vec{x} . Supongamos que la población es grande, y que las generaciones se mezclan, de modo que $\vec{x}(t)$ evoluciona de manera diferenciable. Para cada tipo E_i , la tasa de crecimiento relativa

$$\frac{\dot{x}_i}{x_i} \quad (6.74)$$

es una medida de su éxito reproductivo relativo, y por lo tanto de su fitness en relación a la fitness de la población:

$$\frac{\dot{x}_i}{x_i} = \text{fitness de } E_i - \text{fitness media}, \quad (6.75)$$

de manera que podemos escribir

$$\dot{x}_i = x_i[f_i(\vec{x}) - \langle f(\vec{x}) \rangle]. \quad (6.76)$$

El sistema (6.76) constituye las ecuaciones de replicador. El simplex S_n es invariante por la ecuación, así que podemos considerarla restringida a S_n .

Pensemos ahora que subyace un juego de forma normal con N estrategias puras R_1, R_2, \dots, R_N , y una matriz de payoff $U \in \mathbb{R}^{N \times N}$. Una estrategia es un punto en S_N , así que los n tipos son n puntos (estrategias mixtas o puras)

$$\vec{p}_1, \vec{p}_2, \dots, \vec{p}_n \in S_N. \quad (6.77)$$

El *estado* de la población, en cambio, es un punto $\vec{x} \in S_n$.

El payoff que obtiene un estrategia del tipo i contra uno del tipo j es:

$$a_{ij} = \vec{p}_i \cdot U \vec{p}_j, \quad i, j = 1, \dots, n, \quad (6.78)$$

así que la fitness del tipo E_i es:

$$f_i(\vec{x}) = \sum_j a_{ij} x_j = \{A\vec{x}\}_i, \quad (6.79)$$

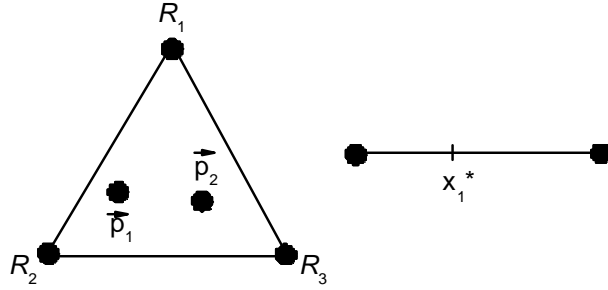
es decir, el payoff de cada enfrentamiento, pesado con las frecuencias de los tipos oponentes. El sistema (6.76), complementado con (6.79), completa la definición de la dinámica de replicador.

Vemos que la fitness es lineal en \vec{x} , con lo que la ecuación de replicador resulta:

$$\dot{x}_i = x_i[(A\vec{x})_i - \vec{x} \cdot A\vec{x}]. \quad (6.80)$$

Ejemplo para ver en paralelo con la deducción anterior:

Sean 3 estrategias, $N = 3$, llamadas R_1 , R_2 y R_3 . El simplex S_3 define el espacio de las estrategias, puras o mixtas. Supongamos que hay dos tipos de estrategia en la población, cada uno caracterizado por una estrategia mixta \vec{p}_i , es decir $n = 2$.



Los tipos son $\vec{p}_1, \vec{p}_2 \in S_3$, cada uno con frecuencia x_1, x_2 , con $\vec{x} \in S_2$. Es decir, cada \vec{p}_i es un vector de tres componentes de la pinta $\vec{p}_i = a_i \vec{R}_1 + b_i \vec{R}_2 + c_i \vec{R}_3$ donde $a_i + b_i + c_i = 1$ para $i = 1, 2$.

Por último, observemos que la matriz $U \in \mathbb{R}^{3 \times 3}$ es de 3×3 , mientras que la matriz $A \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$ es de 2×2 .

Aunque en principio N y n no están relacionados, hay un obvio paralelismo entre

$$\begin{aligned} R_1 \dots R_N \dots S_N \dots U &\in \mathbb{R}^{N \times N} = \text{matriz de payoff} \\ E_1 \dots E_n \dots S_n \dots A &\in \mathbb{R}^{n \times n} = \text{matriz de fitness.} \end{aligned}$$

En particular, se definen:

$\vec{x}^* \in S_n$ es un equilibrio de Nash si

$$\vec{x} \cdot A\vec{x}^* \leq \vec{x}^* \cdot A\vec{x}^* \quad \forall \vec{x} \in S_n. \quad (6.81)$$

$\vec{x}^* \in S_n$ es un *estado* (no una estrategia) evolutivamente estable si

$$\vec{x}^* \cdot A\vec{x} > \vec{x} \cdot A\vec{x} \quad \forall \vec{x} \neq \vec{x}^* \text{ en un entorno de } \vec{x}^*. \quad (6.82)$$

Y se demuestran los siguientes Teoremas:

1. Si \vec{x}^* es un equilibrio de Nash, entonces es un equilibrio de la ecuación del replicador.
2. Si \vec{x}^* es el ω -límite de una órbita $\vec{x}(t)$ en $\text{int } S_n$, entonces \vec{x}^* es un equilibrio de Nash.
3. Si \vec{x}^* es estable de Lyapunov, entonces es un equilibrio de Nash.

Y también:

4. Si $\vec{x}^* \in S_n$ es un estado evolutivamente estable, entonces es un equilibrio asintóticamente estable de la ecuación del replicador.

Ejemplo. Supondremos que los tipos corresponden a las estrategias puras del juego subyacente —una práctica usual— con lo cual el análisis se simplifica un poco ($N = n$). Para $n = 2$, tenemos $\vec{x} = (x_1, x_2) = (x, 1 - x)$, con lo que nos queda una ecuación unidimensional en $[0, 1]$:

$$\dot{x}_1 = x_1[(A\vec{x})_1 - \vec{x} \cdot A\vec{x}], \quad (6.83)$$

donde

$$\vec{x} \cdot A\vec{x} = (x, 1 - x) \begin{pmatrix} (A\vec{x})_1 \\ (A\vec{x})_2 \end{pmatrix} = x(A\vec{x})_1 + (1 - x)(A\vec{x})_2, \quad (6.84)$$

$$\Rightarrow \dot{x} = x[(A\vec{x})_1 - x(A\vec{x})_1 - (1 - x)(A\vec{x})_2] \quad (6.85)$$

$$= x[(1 - x)(A\vec{x})_1 - (1 - x)(A\vec{x})_2] \quad (6.86)$$

$$= x(1 - x)[(A\vec{x})_1 - (A\vec{x})_2]. \quad (6.87)$$

Usando la matriz de payoff de Halcones y Palomas:

$$A = \begin{pmatrix} \frac{G-C}{2} & G \\ 0 & \frac{G}{2} \end{pmatrix}, \quad (6.88)$$

nos queda:

$$A\vec{x} = \begin{pmatrix} \frac{G-C}{2} & G \\ 0 & \frac{G}{2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ 1 - x \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{G-C}{2}x + (1 - x)G \\ \frac{G}{2}(1 - x) \end{pmatrix}. \quad (6.89)$$

$$\Rightarrow (A\vec{x})_1 - (A\vec{x})_2 = \frac{G-C}{2}x + (1 - x)G - \frac{G}{2}(1 - x) = \quad (6.90)$$

$$= \frac{G-C}{2}x + (1 - x)\frac{G}{2} = \quad (6.91)$$

$$= -\frac{C}{2}x + \frac{G}{2}, \quad (6.92)$$

$$\Rightarrow \boxed{\dot{x} = x(1 - x)(G - Cx)/2} \quad (6.93)$$

que tiene un equilibrio estable, atractor global en $(0, 1)$: $x^* = G/C$.

6.5.1. Clasificación de los juegos simétricos de 2×2

La ecuación de replicador es invariante ante ciertas transformaciones de la matriz de payoff. En particular, se puede sumar una constante a cada columna de la matriz. Es decir, si:

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}, B = \begin{pmatrix} a_{11} + c & a_{12} + d \\ a_{21} + c & a_{22} + d \end{pmatrix}. \quad (6.94)$$

La ecuación de replicador para A es la misma que para B , ya que:

$$\dot{x} = x(1-x)[(A\vec{x})_1 - (A\vec{x})_2] \quad (6.95)$$

$$= x(1-x)[xa_{11} + (1-x)a_{12} - xa_{21} - (1-x)a_{22}] \quad (6.96)$$

$$= x(1-x)[x \underbrace{(a_{11} - a_{21})} - (1-x) \underbrace{(a_{12} - a_{22})}], \quad (6.97)$$

y los términos señalados con llaves son iguales si se suma una constante por columna.

Ejercicio: La ecuación de replicador también es invariante respecto de una transformación afín $B = \lambda A + \mu$, $\lambda, \mu \in \mathbb{R}$, con $\lambda > 0$, salvo un reescalo del tiempo. Demostrarlo.

A causa de esta invariancia, podemos estudiar, sin pérdida de generalidad, juegos cuya matriz de payoff tenga la forma diagonal:

$$A = \begin{pmatrix} a_1 & 0 \\ 0 & a_2 \end{pmatrix}, \quad (6.98)$$

$$A\vec{x} = \begin{pmatrix} a_1 & 0 \\ 0 & a_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_1 x \\ a_2(1-x) \end{pmatrix} \quad (6.99)$$

La ecuación de replicador, entonces, resulta:

$$\dot{x} = x(1-x)[a_1 x - a_2(1-x)] \quad (6.100)$$

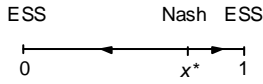
$$= x(1-x)[a_1 x_1 - a_2 x_2]. \quad (6.101)$$

Podemos ver que, además de los equilibrios en los extremos del simplex, $x = 0$ y $x = 1$, podemos tener un equilibrio interior, donde el corchete cambia de signo, es decir donde $a_1 x_1 = a_2 x_2$. Analicemos las dos situaciones posibles: que a_1 y a_2 tengan el mismo u opuesto signo.

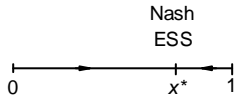
Si a_1 y a_2 tienen el mismo signo ($a_1 a_2 > 0$), la derivada \dot{x} cambia de signo cuando $a_1 x_1 = a_2 x_2$, que corresponde al equilibrio de Nash (igualdad de payoffs de 1 y 2):

$$x_1^* = \frac{a_2}{a_1 + a_2}. \quad (6.102)$$

Categoría II. Si, en esta situación, $a_1 > 0$ y $a_2 > 0$, el flujo es así:

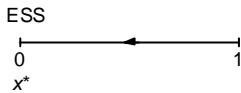


Categoría III. Si, en cambio, $a_1 < 0$ y $a_2 < 0$, tenemos:

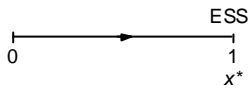


En cambio, si a_1 y a_2 tienen signos opuestos ($a_1 a_2 < 0$), el corchete no se anula, y \dot{x} crece o decrece monótonamente.

Categoría I. Si $a_1 < 0$ y $a_2 > 0 \Rightarrow \dot{x} < 0$ y el flujo es:



Categoría IV. Si $a_1 > 0$ y $a_2 < 0 \Rightarrow \dot{x} > 0$ y el flujo es para el otro lado:



Obsérvese la similitud de estas situaciones con un modelo de competencia entre dos especies, en el cual tenemos situaciones de coexistencia o de exclusión competitiva.

Los juegos en cada una de estas categorías tienen, además, las mismas propiedades cualitativas en cuanto a sus mejores respuestas, no solamente en la ec. de replicador.

Finalmente, obsérvese que las categorías I y IV son reflejo una de la otra (intercambiando los nombres de x_1 de x_2), así que tenemos sólo 3 categorías de juegos simétricos de 2×2 . Los prototipos de estos juegos son:

Categoría I: Dilema del Prisionero, con matriz normalizada $\begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 3 \end{pmatrix}$

Categoría II: Coordination Game, con matriz normalizada $\begin{pmatrix} 2 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$

Categoría III: Hawks-Doves: $\begin{pmatrix} (G-C)/2 (<0) & 0 \\ 0 & -G/2 \end{pmatrix}$

Categoría IV: = Categoría I.

Ejercicio: El juego de Chillones y Satélites cambia de categoría al cambiar ϵ .

Los juegos de Categoría II les dan dolor de cabeza a los teóricos, porque no queda claro qué debe jugar un jugador racional. En el ejemplo dado,

aparentemente ambos jugadores (racionales) elegirían jugar la estrategia 1, obteniendo (ambos) un payoff de 2. Pero si (la “mano temblorosa”) un jugador cree que, con probabilidad grande, su oponente jugará la estrategia 2, le conviene también jugar 2, para obtener un payoff de 1 (en lugar de 0). Entonces, obsérvese, jugar 1 es más arriesgado que jugar 2, ya que una desviación produce una pérdida de 2 en lugar de 1. Se dice que la estrategia 2 “domina por riesgo” a la 1 (pero la 1 domina por Pareto). Otro ejemplo de esta categoría es el juego Stag Hunt: $\begin{pmatrix} 2 & 3 \\ 0 & 4 \end{pmatrix}$.

Ejercicio. (Quedó desactualizado con la inclusión de la discusión anterior.) Describa todos los diagramas de fases de $n = 2$ (donde los tipos son las estrategias puras) con $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$. Muestre que A admite una ESS a menos que $a = c$ y que $b = d$ (caso en que ninguna estrategia tiene una ventaja). Si $a > c$ (ó $a = c$ y $b > d$), la estrategia \vec{e}_1 es una ESS. Si $d > b$ (ó $b = d$ y $a < c$), la estrategia \vec{e}_2 es una ESS. Si $a < c$ y $d < b$ hay una única ESS (¿cuál?) en el interior de S_2 . Compare con la coexistencia de dos especies: dominación o coexistencia.

6.5.2. Coexistencia cíclica

Si lo que gana un jugador iguala a lo que pierde el otro, el juego se llama de *suma cero* y

$$\vec{x} \cdot A\vec{x} = -\vec{x} \cdot A\vec{x} = 0 \quad (6.103)$$

con lo cual la ecuación del replicador se reduce a:

$$\dot{x}_i = x_i(A\vec{x})_i. \quad (6.104)$$

Un juego de este tipo es Piedra, Papel y Tijera, con matriz de payoff:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & -1 \\ -1 & 0 & 1 \\ 1 & -1 & 0 \end{pmatrix} \quad (6.105)$$

y que describe la dinámica poblacional de los morfos del macho de la lagartija *Uta stansburiana* [35]. En esta lagartija, los machos presentan un polimorfismo con tres tipos, caracterizados por distintos colores del cuello y comportamientos reproductivos:

O: (orange), gargantas anaranjadas, muy agresivos y territoriales (con territorios grandes). Dominan por agresión a los:

B: (blue), gargantas azules, guardianes de las parejas y territoriales (con territorios chicos). Dominan por ser guardianes a los:

Y: (yellow), gargantas amarillas, no territoriales, imitadores de comportamiento de las hembras, y usurpadores de hembras en territorios ajenos (las hembras también tienen color amarillo, lo cual facilita la impostura). Estos dominan por usurpación a los O.

Ninguno de estos tres comportamientos asegura el dominio de los otros, sino que se dominan cíclicamente: los O dominan a los B por ser más agresivos, los B dominan a los Y por ser guardianes de sus hembras (e impedir la usurpación), y los Y dominan a los O al robarles las hembras, que los O descuidan por tener territorios grandes. Entonces, al estar este comportamiento relacionado con la reproducción, resulta que al correr el tiempo la fracción de machos predominante en una población va cambiando cíclicamente de uno a otro tipo. Cada uno predomina en la población durante unos 4 años, para ser finalmente superado por el que lo domina, quien predomina unos 4 años, y así sucesivamente. Es una implementación natural del juego de Piedra-Papel-Tijera.

Las ecuaciones de replicador nos dan:

$$\dot{x} = x(y - z), \quad (6.106)$$

$$\dot{y} = y(z - x), \quad (6.107)$$

$$\dot{z} = z(x - y). \quad (6.108)$$

Además de los equilibrios en los versores, tenemos el equilibrio $x^* = y^* = z^* = 1/3 \in S_3$. El sistema linealizado alrededor de éste es:

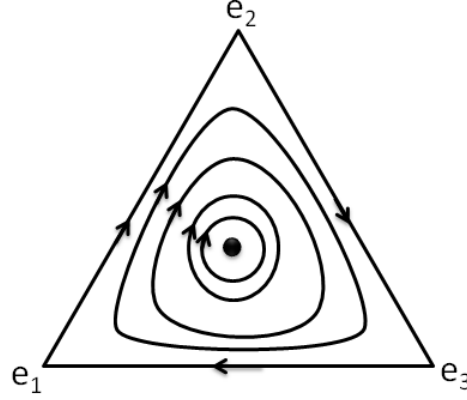
$$L(\vec{x}^*) = \begin{pmatrix} y-z & x & -x \\ -y & z-x & y \\ z & -z & z-y \end{pmatrix} \bigg|_{\vec{x}^*} = \frac{1}{3} \begin{pmatrix} 0 & 1 & -1 \\ -1 & 0 & 1 \\ 1 & -1 & 0 \end{pmatrix} = \frac{1}{3}A \quad (6.109)$$

cuyos autovalores son $0, -i/\sqrt{3}, i/\sqrt{3}$, con lo que x^* es un centro, y el sistema describe oscilaciones alrededor de éste.

Es fácil demostrar que

$$h = x_1 x_2 x_3 \quad (6.110)$$

es una constante de movimiento, y que las trayectorias son como se ve en este diagrama:



6.5.3. Relación con las ecuaciones de Lotka-Volterra

La ecuación del replicador es cúbica en S_n , mientras que la de Lotka-Volterra es cuadrática en \mathbb{R}_+^n . sin embargo, la ecuación de replicador en las n variables $x_1, x_2 \dots x_n$ es equivalente a un sistema de Lotka-Volterra en $n - 1$ variables $y_1 \dots y_{n-1}$. Existe un mapeo invertible y diferenciable $\vec{y} \rightarrow \vec{x}$ dado por

$$y_n = 1 \quad (6.111)$$

$$x_i = \frac{y_i}{\sum_{j=1}^n y_j} \quad i = 1 \dots n \quad (6.112)$$

que mapea $\{\mathbb{R}_+^n / y_n = 1\} \rightarrow S_n$.

La transformación lleva órbitas de la ecuación del replicador

$$\dot{x}_i = x_i[(A\vec{x})_i - \vec{x} \cdot A\vec{x}], \quad (6.113)$$

en órbitas de la ecuación de Lotka-Volterra

$$\dot{y}_i = y_i[r_i + \sum_{j=1}^{n-1} b_{ij}y_j], \quad (6.114)$$

donde $r_i = a_{in} - a_{nn}$ y $b_{ij} = a_{ij} - a_{nj}$.

6.6. Dinámica de imitación

Mientras la dinámica del replicador intenta reflejar los efectos de la selección natural y la herencia, en otros contextos el éxito de una estrategia bien puede propagarse de otra manera. Por ejemplo, una estrategia exitosa

podría propagarse por imitación, en lugar de por herencia. Vamos a modelar un proceso de imitación de este tipo.

Consideremos un juego simétrico definido por una matriz de payoff A de $n \times n$. Consideremos también una población (grande) de jugadores, que juegan las estrategias (puras) R_1 a R_n con frecuencias x_1 a x_n a tiempo t . El estado del sistema está dado por un punto $\vec{x}(t) \in S_n$. El payoff esperado de la estrategia R_i es

$$\{A\vec{x}\}_i = \sum_j a_{ij}x_j, \quad (6.115)$$

mientras que el payoff medio en la población es

$$\vec{x} \cdot A\vec{x}. \quad (6.116)$$

Supongamos que se elige un jugador al azar, y se le ofrece la oportunidad de cambiar de estrategia con cierta probabilidad, que dependa de su estrategia y de las demás. Podemos proponer la siguiente evolución tipo ganancia-pérdida para las frecuencias:

$$\dot{x}_i = x_i \sum_j [f_{ij}(\vec{x}) - f_{ji}(\vec{x})]x_j. \quad (6.117)$$

Es decir, en un intervalo de tiempo dt , tenemos un flujo entrante en la frecuencia i , dado por la suma de todos los términos $x_i x_j f_{ij} dt$. Este término contiene el factor $x_i x_j$, que representa la elección de un jugador con estrategia j y su interacción con todos los que practican i . El factor f_{ij} es la *probabilidad de transición* de que un jugador con estrategia j la cambie por la i , y ya veremos qué formas le podemos dar a esto. Análogamente, hay un término de pérdida de la estrategia i , correspondiente a la elección de i -estrategas que eligen cambiarse a una de las estrategias j .

Las probabilidades f_{ij} , para representar una dinámica de imitación, debemos modelarlas de manera que dependan de los payoffs que están recibiendo las estrategias i y j . Es decir, deben ser funciones de dos variables:

$$f_{ij}(\vec{x}) = f(\{A\vec{x}\}_i, \{A\vec{x}\}_j) \equiv f(u, v), \quad (6.118)$$

que llamamos *regla de imitación*, la misma para todos los jugadores, e independiente de i y de j . Una regla sencilla sería *imitar al mejor*, es decir

$$f(u, v) = \begin{cases} 0 & \text{si } u < v, \\ 1 & \text{si } u > v, \end{cases} \quad (6.119)$$

que tiene el inconveniente (desde un punto de vista analítico) de ser discontinua.

Podemos suponer, en cambio, que la probabilidad de cambiar de estrategia es una función continua de la diferencia de los payoffs respectivos, $f(u, v) = \phi(u - v)$, con ϕ una función monótona creciente. En tal caso la dinámica se escribe (definiendo la función impar $\psi(u) = \phi(u) - \phi(-u)$):

$$\dot{x}_i = x_i \sum_j x_j \psi(\{A\vec{x}\}_i - \{A\vec{x}\}_j). \quad (6.120)$$

En particular, consideremos $\phi(u) = u_+^\alpha$ para $\alpha > 0$, con lo cual $\psi(u) = |u|_+^\alpha \text{sign } u$. Para $\alpha = 1$, $\psi(u) = u$, es decir: *imitar una estrategia que tiene más éxito, con una probabilidad proporcional a lo que espero ganar por imitarla*, recuperamos la ecuación del replicador:

$$\dot{x}_i = x_i(\{A\vec{x}\}_i - \vec{x} \cdot A\vec{x}). \quad (6.121)$$

$$(\sum_j x_j (\{A\vec{x}\}_i - \{A\vec{x}\}_j) = \{A\vec{x}\}_i \sum_j x_j - \sum_j x_j \{A\vec{x}\}_i - \vec{x} \cdot A\vec{x}.)$$

Si $\alpha \rightarrow 0$, por otro lado, tenemos de nuevo la regla *imitar al mejor*.

Otra forma que puede adoptar la dinámica de imitación de la Ec. (6.117) es, por ejemplo:

$$\dot{x}_i = x_i [f(\{A\vec{x}\}_i) - \langle f \rangle], \quad (6.122)$$

con $\langle f \rangle = \sum_j x_j f(\{A\vec{x}\}_j)$. Es decir, cada jugador que es candidato a cambiar de estrategia, compara su payoff (en realidad, una función “fitness” de su payoff) con el payoff medio de la población. Si f es una función lineal, de nuevo se tiene la dinámica del replicador. Esto ocurre con varios posibles modelos de las probabilidades de transición f_{ij} . Por ejemplo, si la probabilidad de cambio de estrategia tiene la forma: $f_{ij} = f(\{A\vec{x}\}_i) - f(\{A\vec{x}\}_j)$, con una “fitness” f que es monótonamente creciente en los payoffs, se obtiene (6.122) a partir de (6.117). Un poco sorprendentemente, se obtiene la misma ecuación si la probabilidad de transición depende *sólo* del éxito del jugador imitado: $f_{ij} = f(\{A\vec{x}\}_i)$. Aun más, también se obtiene la misma dinámica si la probabilidad de transición depende del fracaso del jugador imitador: $f_{ij} = -f(\{A\vec{x}\}_j)$. Esto último puede entenderse como una imitación gobernada por la insatisfacción, en la que los jugadores menos exitosos imitan con más frecuencia (pero lo hacen a ciegas, están insatisfechos y eligen cualquier estrategia distinta de la suya con igual probabilidad).

Ejercicio trivial. Verificar que estas tres últimas probabilidades de transición dan la dinámica de la Ec. (6.122).

Ejercicio más difícil. Las ecuaciones (6.120) y (6.122) tienen los mismos equilibrios interiores, y una linealización de ambas produce Jacobianos que son proporcionales entre si. Muestre que el comportamiento local es el mismo

que en la ecuación del replicador, si el equilibrio es hiperbólico. En particular, una ESS interior es localmente estable para estas dinámicas.

Afortunadamente, muchas dinámicas de juegos tienen propiedades esenciales similares, de manera que se puede estudiar una clase muy general que tiene la forma:

$$\dot{x}_i = x_i g_i(\vec{x}), \quad (6.123)$$

donde las funciones g_i tienen las propiedades:

1. g_i son C^1 .
2. $\sum x_i g_i(\vec{x}) = 0$ para todo $\vec{x} \in S_n$.

Como consecuencia de 2, S_n y sus caras son invariantes. Dentro de este tipo de dinámica, tenemos una gran clase caracterizada por la propiedad de que las estrategias (puras) con payoff mayor crecen a una tasa más grande. Estrictamente se define una dinámica de juegos *payoff monotonic* si las tasas de crecimiento de sus estrategias están ordenadas como sus payoff:

$$g_i(\vec{x}) > g_j(\vec{x}) \Leftrightarrow \{A\vec{x}\}_i > \{A\vec{x}\}_j. \quad (6.124)$$

Obviamente, la dinámica de replicador es de este tipo. Puede demostrarse que toda dinámica payoff monotonic tiene los mismos equilibrios que la del replicador. Además, valen los mismos teoremas de estabilidad que mencionamos para el replicador (Nash estricto \Rightarrow asintóticamente estable, ω -límite \Rightarrow Nash, etc.). Si hay una estrategia pura que no es iterativamente dominada, entonces una dinámica payoff monotonic converge a ella (para las dominadas, $x_i \rightarrow 0$).

6.7. Dinámica adaptativa

(Para este tema, una referencia es [34].)
Introducción?

6.7.1. La evolución de la cooperación

El juego conocido como Dilema del Prisionero es un prototipo de los juegos utilizados para estudiar el origen de la cooperación, tanto en sistemas biológicos como sociales. Cada jugador tiene dos opciones:

- C: cooperar
- D: traicionar (defect).

La matriz de payoff es:

$$A = \begin{pmatrix} R & S \\ T & P \end{pmatrix} \quad (6.125)$$

donde la primera fila y columna corresponde a C, y las segunda a D, y:

- R: Recompensa de ambos por cooperar.
- P: Castigo (punishment) por traicionar (ambos), $P < R$.
- T: Tentación, payoff del traidor, si el otro coopera.
- S: Sucker's payoff, si coopera y el otro traiciona.

En general se supone el siguiente ordenamiento de los payoffs:

$$S < P < R < T, \quad (6.126)$$

donde la tentación de traicionar es el mayor. También se supone que:

$$T + S < 2R, \quad (6.127)$$

para evitar que se traicionen por turnos, ya que en general el juego se itera y el payoff de cada turno se va acumulando. ($2R$ sería el payoff obtenido en dos turnos de cooperación, mientras que $T + S$ sería el payoff acumulado en dos turnos de traicionarse alternadamente.)

Jugadores “racionales” y egoístas, que procuran maximizar su payoff sin importarles lo que haga el otro, elegirán la estrategia D, y obtendrán el payoff P en lugar de R . En términos de la teoría, se tiene que el único equilibrio es D, que es *sub-óptimo* ya que $P < R$. (Además, C es *estrictamente dominada* por D.) En un contexto biológico, además, puede mostrarse que en una población de C's y D's, las ecuaciones del replicador llevan inexorablemente a la extinción de los C's:

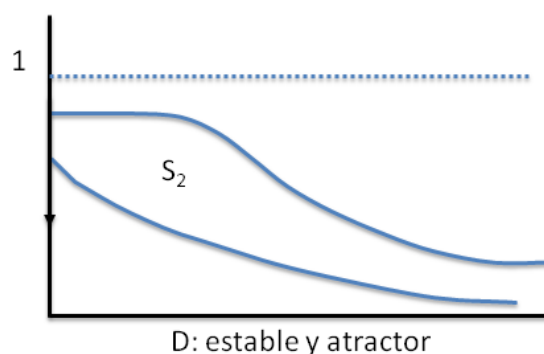
$$A = \begin{pmatrix} 3 & 0 \\ 4 & 1 \end{pmatrix}, \quad A \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 3x \\ 4x+1-x \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 3x \\ 3x+1 \end{pmatrix}, \quad (6.128)$$

$$\Rightarrow \dot{x} = x(1-x)[3x - (3x+1)], \quad (6.129)$$

$$= -x(1-x), \quad (6.130)$$

$$= -x + x^2, \quad (6.131)$$

que tiene a D como único punto fijo estable y atractor.



Sin embargo, la cooperación espontánea es un fenómeno común en sistemas biológicos y sociales, sobre todo donde las interacciones son frecuentes y se repiten: uno lo pensará dos veces antes de traicionar, si existe el riesgo de volver a encontrar al mismo adversario y que éste nos traicione a nosotros la próxima vez!

El juego en el que se repiten los encuentros se llama RPD (*repeated prisoner's dilemma*) y permite una enorme gama de estrategias, ninguna de las cuales es una mejor respuesta contra todas las posibles.

En una serie de torneos públicos organizados por Robert Axelrod, en el que participaron matemáticos, periodistas, sociólogos, etc., los mejores puntajes los obtuvo una de las estrategias más sencillas, llamada Tit for Tat (tal para cual):

1. Jugar C en el primer round.
2. Jugar lo que jugó el otro en el round anterior.

Es de destacar que TFT nunca gana más que su adversario, pero “siempre” gana el torneo porque los otros ganan menos cuando juegan entre ellos!

TFT tiene muchas características que uno reconoce como deseables en el comportamiento humano:

1. Es buena (empieza cooperando y no traiciona por iniciativa propia).
2. Es recíproca (coopera si le cooperan, traiciona si la traicionan).
3. Sabe perdonar: si un traidor empieza a cooperar, ella empieza a cooperar.

Por otro lado, es vulnerable a errores: dos TFT jugando, si una se equivoca y traiciona, el payoff cae drásticamente. Obviamente conviene que un jugador “perdone” ocasionalmente y reinicie la cooperación. Este patrón debe

ser random, ya que si fuese predecible ¡otra estrategia podría explotarlo en beneficio propio!

MOSTRAR QUE TFT ES UNA ESS (SACAR DE JMS).

6.7.2. Estrategias estocásticas para el RPD

Consideremos un conjunto limitado pero interesante de estrategias, definidas por las siguientes ternas:

$$E = (y, p, q) \in [0, 1]^3, \quad (6.132)$$

donde:

- y : Probabilidad de jugar C en el primer round.
- p : Probabilidad condicional de jugar C si el adversario jugó C.
- q : Probabilidad condicional de jugar C si el adversario jugó D.

Esta familia contiene por ejemplo:

$$\begin{aligned} \text{TFT:} & \quad (1, 1, 0) \\ \text{Siempre D:} & \quad (0, 0, 0) \end{aligned}$$

que no son realmente estocásticas. Consideremos, mejor: $0 < y, p, q < 1$.

Si tenemos una población compuesta por jugadores que juegan la estrategia $E = (y, p, q)$, ¿qué chances de invadirla tiene una estrategia $E' = (y', p', q')$? Debe cumplirse que el payoff de la nueva estrategia sea superior al establecido en la población: $A(E', E) > A(E, E)$. Queremos calcular estos payoffs. Como las estrategias son estocásticas, cada encuentro tendrá un payoff de acuerdo a la matriz de payoff del juego (6.125) y a las probabilidades de que cada uno juegue C o D. Para hacer este cálculo conviene definir una *cooperatividad* de cada estrategia, como sigue.

Definimos el *nivel de cooperatividad* o *nivel-C*, c_n : la probabilidad de jugar C en el round n , para un jugador $E = (y, p, q)$ que juega contra un jugador $E' = (y', p', q')$:

$$c_n = pc'_{n-1} + q(1 - c'_{n-1}) \equiv q + rc'_{n-1}, \quad (6.133)$$

donde c'_{n-1} es el nivel-C del jugador E' en el round $n - 1$, y $r = p - q$.

Podemos ver que existe una especie de “eco” (c_n te vuelve en dos pasos):

$$c_{n+2} = q + rc'_{n+1} = q + r(q' + r'c_n). \quad (6.134)$$

Esta recurrencia nos muestra que existe un punto fijo del nivel de cooperatividad, que obtenemos poniendo $c_{n+2} = c_n = c$:

$$c = \frac{q + rq'}{1 - rr'} \quad \text{y} \quad c' = \frac{q' + r'q}{1 - rr'}, \quad (6.135)$$

$$\Rightarrow c = q + rc'. \quad (6.136)$$

Si E juega contra otro E , el nivel-C correspondiente (que usaremos más abajo) es:

$$\begin{aligned} s &= \frac{q + rq}{1 - r^2} = \frac{q(1 + r)}{(1 - r)(1 + r)} = \frac{q}{1 - r}, \\ \Rightarrow s &= \frac{q}{1 - r}. \end{aligned} \quad (6.137)$$

Esto se puede reescribir como:

$$\begin{aligned} q &= s(1 - r) \\ &= s - s(p - q) \\ &= s - sp + sq, \\ \Rightarrow q &= \frac{s(1 - p)}{1 - s} = \frac{s}{1 - s}(1 - p), \end{aligned} \quad (6.138)$$

que son rectas que pasan por el $(1, 0)$. Es decir, hay un plano de E 's con el mismo s entre ellos, y entonces también uno contra el otro. (Este plano es perpendicular al plano (p, q) , es decir podemos considerar rectas de iso- s , todas pasando por TFT.)

Ahora podemos usar el nivel de cooperatividad para calcular los payoffs. Supongamos que la probabilidad de jugar un nuevo round es $\omega = 1$ (bien podría ser $\omega < 1$, lo que da lugar a aún más análisis posibles...). El payoff que obtiene E jugando contra E' en cada round (una vez alcanzado un estado estacionario, cosa que ocurre) es:

$$A(E, E') = \underbrace{Rcc'}_{\text{C vs C}} + \underbrace{Sc(1 - c')}_{\text{C vs D}} + \underbrace{T(1 - c)c'}_{\text{D vs C}} + \underbrace{P(1 - c)(1 - c')}_{\text{D vs D}}. \quad (6.139)$$

Esta expresión es independiente de y , así que dejemos a y fuera de la discusión, ya que no afecta el estado estacionario. Regresamos a la cuestión ¿cuándo una población de $E = (p, q)$ podrá ser invadida por una de $E' = (p', q')$? Tiene que cumplirse:

$$A(E', E) > A(E, E). \quad (6.140)$$

Calculamos entonces $A(E', E) - A(E, E)$ usando (6.139) y las expresiones para los niveles-C. Después de un poco de álgebra, en la que usamos que: $c - s = r(c' - s')$ ⁵, y la simplificación de notación:

$$R - P = 1, \quad P - S = \beta, \quad T - R = \gamma, \quad (6.141)$$

⁵Verificación:

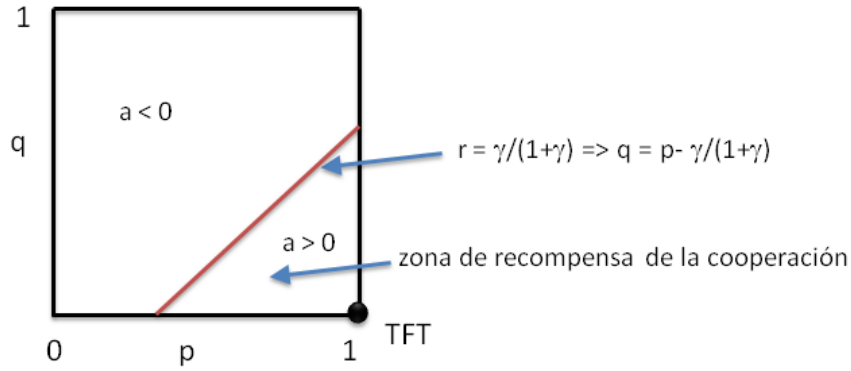
$$c - s = q + rc' - s = q + rc' - \frac{q}{1 - r} = \frac{r(1 - r)c' - rq}{1 - r} = r \left(c' - \frac{q}{1 - r} \right) = r(c' - s).$$

obtenemos:

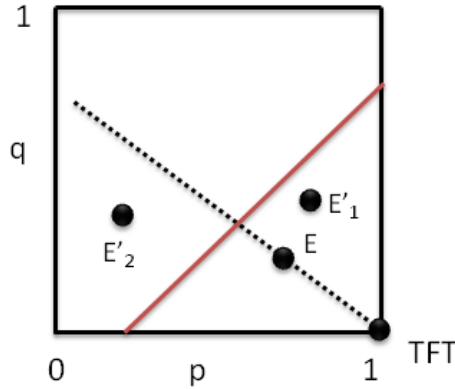
$$A(E', E) - A(E, E) = (\beta - \gamma)(rc'^2 + qc' - s^2) + [r(1 + \gamma) - \beta](c' - s). \quad (6.142)$$

Consideremos primero el caso $\beta = \gamma$. Entonces:

$$A(E', E) - A(E, E) = (c' - s)[r(1 + \gamma) - \gamma]. \quad (6.143)$$



Observemos en la figura la línea recta definida por $r = \gamma/(1 + \gamma)$. Por encima de ella, el segundo factor de (6.143) es negativo, y por debajo es positivo. La posibilidad de invasión por parte de E' queda determinada por el signo del primer factor $(c' - s)$. Las diferencias $c - c'$, $c - s'$ y $s - s'$ siempre tienen el mismo signo. Si E está en el ángulo sudeste (cerca de TFT), las estrategias E' que pueden invadir son las que son más cooperativas que E (ya que si $s' > s \Rightarrow c' > s$). Es una *zona de recompensa de la cooperación*, en los alrededores de TFT. Si E está del otro lado, las que pueden invadir son las que son menos cooperativas.



6.7.3. Dinámica de adaptación

Esto se puede poner en forma de una dinámica continua. A diferencia de la dinámica del replicador, en la que la población es heterogénea, suponemos ahora que la población es homogénea y que pueden aparecer mutantes a una tasa muy baja (es decir, de a uno por vez): cada mutante se extingue o se instala en la población, antes de la aparición del siguiente mutante.

Los mutantes aparecen al azar, pero vamos a considerar que hay una dinámica determinista que apunta en la dirección que aparenta ser ventajosa desde el punto de vista del mutante. Se puede interpretar, por ejemplo, que toda la población “adopta” la estrategia del disidente al que le va bien.

Supongamos que el estado de la población es $E = (p, q)$ y que la estrategia del mutante es $E' = (p', q')$. El payoff del mutante, si suponemos que p' y q' están cerca de p y q , es:

$$A(E', E) = A((p', q'), (p, q)) = A(E, E) + (p' - p) \frac{\partial A}{\partial p'}(E, E) + (q' - q) \frac{\partial A}{\partial q'}(E, E). \quad (6.144)$$

Entonces, definimos como dinámica las derivadas, de manera que busquemos agrandar la diferencia en A :

$$\dot{p} = \frac{\partial A}{\partial p'}(E', E) \quad (6.145)$$

$$\dot{q} = \frac{\partial A}{\partial q'}(E', E). \quad (6.146)$$

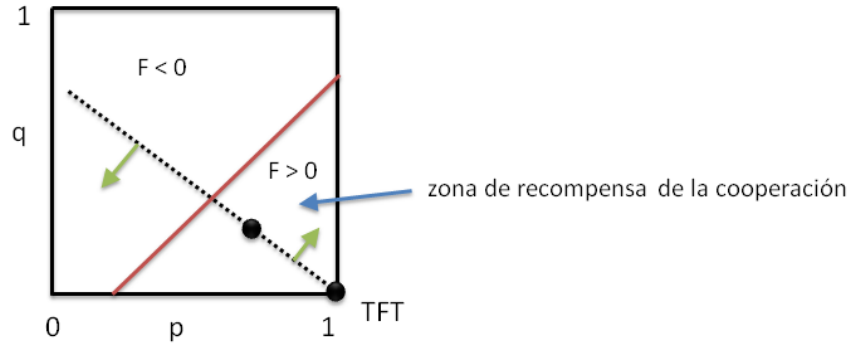
Usando (6.142) tenemos para el Dilema del Prisionero:

$$\dot{p} = \frac{q}{(1-r)(1-r^2)} F(p, q) \quad (6.147)$$

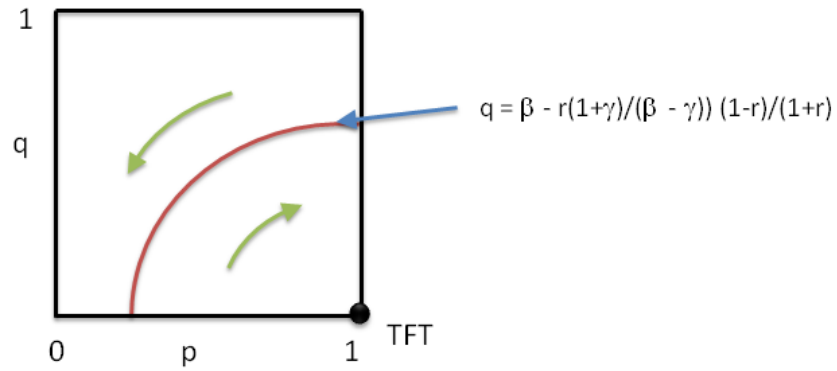
$$\dot{q} = \frac{1-p}{(1-r)(1-r^2)} F(p, q) \quad (6.148)$$

$$\text{con } F(p, q) = (\beta - \gamma)q \frac{1+r}{1-r} + r(1 + \gamma) - \beta. \quad (6.149)$$

En un punto $E = (p, q)$, el campo (\dot{p}, \dot{q}) apunta en la dirección perpendicular a la línea que une a E con TFT. Apunta hacia arriba en la zona de recompensa de la cooperación, y hacia abajo fuera de ella.



La frontera de la zona es curva si $\beta < \gamma$:



Se puede ver que TFT actúa como un pivote de la dinámica, más que como su meta.

Observemos el siguiente fenómeno interesante: si algún vínculo mantiene $q = q^*$ fijo, se puede demostrar que en el espacio reducido p^* (la intersección de la horizontal $q = q^*$ con la frontera de la zona de recompensa de la cooperación), es una ESS (es decir, $\forall p \in (0, 1)$, $E = (p, q^*)$ satisface que $A(E, E^*) < A(E^*, E^*)$). Pero la dinámica de adaptación se aleja de ella: es una ESS inalcanzable.

Otra observación interesante: TFT y todas las que están sobre ella, dentro de la zona de recompensa de la cooperación, son buenas estrategias para jugar RPD: no pueden ser invadidas e invaden a cualquier otra. Las que están por encima de TFT son más “generosas” que ella, perdonan más que TFT a un oponente que juega D. Una de estas estrategias, llamada *TFT generosa*, tiene la propiedad de maximizar el payoff de la población en una situación

de “ruido mínimo”, y en el límite del ruido tendiendo a cero resulta ser:

$$p = 1, \quad q = \min \left[1 - \frac{\gamma}{\beta + 1}, \frac{1}{\gamma + 1} \right]. \quad (6.150)$$

En general se puede plantear esta dinámica para cualquier juego caracterizado por variables continuas (tamaño, sex ratio, probabilidades de pelear). Si la población (homogénea) usa la estrategia \vec{x} y el mutante usa $\vec{y} = \vec{x} + \vec{h}$, su payoff es $A(\vec{y}, \vec{x})$ y su ventaja relativa es $A(\vec{y}, \vec{x}) - A(\vec{x}, \vec{x})$. La dinámica adaptativa es:

$$\dot{x}_i = \frac{\partial}{\partial y_i} A(\vec{y}, \vec{x}). \quad (6.151)$$

La racionalización de esto es que unos pocos disidentes ensayan una estrategia cercana a la de la mayoría, y que toda la población evoluciona en la dirección que más favorece a la dinámica individual.

6.8. Apéndice: Sobre John von Neumann

John von Neumann es un personaje que me despierta sentimientos encontrados. Por un lado, fue un matemático genial que realizó contribuciones significativas en numerosas áreas de la ciencia. Por otro lado, era un belicista desenfrenado, con rasgos de personalidad bastante desagradables.

Nació en 1903 en Hungría, *margittai* Neumann János Lajos, en el seno de una familia judía no practicante. Su padre recibió el título nobiliario de *margittai* por servicios extraordinarios al Imperio Austro-húngaro. La versión alemana del nombre, Johann von Neumann, se anglizó tras su emigración a los Estados Unidos en la década del ‘30. Fue uno de los matemáticos más influyentes del siglo XX. Sus contribuciones comenzaron en la lógica y la teoría de conjuntos (demostró el Segundo Teorema de Gödel antes que Gödel, por ejemplo). Realizó luego un importante trabajo en la fundamentación de la mecánica cuántica, al descubrir que la física de los sistemas cuánticos es equivalente a la matemática de los operadores lineales en un espacio de Hilbert (y que la posición y la velocidad pueden reemplazarse por operadores, etc.) Ya en Estados Unidos, empezó a trabajar en problemas de hidrodinámica de explosiones y ondas de choque, cosas que despertaron el interés de la Marina durante los años de la Guerra. Participó activamente en el Proyecto Manhattan para diseñar y contruir las primeras bombas atómicas. Entre otras cosas, diseñó la geometría del dispositivo de implosión del material fisil, y calculó la altura a la que debían explotar las bombas para que las ondas de choque maximizaran la destrucción. Integró la comisión que seleccionó los blancos, siendo su primera opción la ciudad de Kioto, capital cultural del Japón y

de un enorme valor histórico y cultural. El Ministro de Guerra (que conocía Kioto) la desestimó por la pérdida cultural que se produciría, pasando a las segunda y tercera opciones, las ciudades industriales de Hiroshima y Nagasaki, donde el 6 y el 8 de agosto de 1945 explotaron las dos primeras bombas atómicas usadas en combate, a la altura exacta calculada por von Neumann.

Al finalizar la guerra muchos científicos que habían participado en su desarrollo, horrorizados por el poder destructivo de las bombas atómicas, abominaron de su contribución al armamentismo nuclear. No fue el caso de von Neumann, quien siguió alegremente, en colaboración con Teller y Ulam, el desarrollo de las bombas de fusión nuclear. En este contexto inventó el método de Montecarlo para los cálculos hidrodinámicos, hoy usado ampliamente en muchas ciencias. Realizó también otras contribuciones a los algoritmos y a las ciencias de la computación, entre otras cosas la arquitectura de memoria única (para datos y programas) que hoy en día usan todas las computadoras. Durante aquéllos años de la Guerra Fría siguió participando activamente en distintos aspectos de la política militar, inventando la doctrina de Destrucción Mutua Asegurada (MAD). Además de la teoría de juegos, inventó también los autómatas celulares, diseñando los primeros autómatas de auto-reproducción y recomendando su uso para grandes operaciones en lugares de difícil acceso (tales como la minería en el cinturón de asteroides, por ejemplo), llamados hoy en día máquinas de von Neumann. La lista de sus contribuciones sigue y sigue, en campos de la física nuclear, la teoría ergódica, la geometría, la estadística...

A pesar de esta vida profesional tan activa, von Neumann era un fiestero irrefrenable, llegando a dar dos fiestas por semana en su casa en Princeton, donde formó parte del personal fundador del Instituto de Estudios Avanzados. Disfrutaba de comer y beber sin medida, de contar chistes verdes en Yiddish, de manejar como loco, muchas veces mientras leía (lo que lo llevó a sufrir muchísimos accidentes de auto, y a regresar de las vacaciones siempre en un auto nuevo). Era además un mujeriego empedernido del tipo molesto; las secretarias en Los Alamos cubrían con cartón los bajos de sus escritorios para que von Neumann no las espiera.

Enfermó de cáncer a edad no muy avanzada (se sospecha que por exposición a la radiación durante las explosiones atómicas en New Mexico y Bikini). En su lecho de muerte sorprendió a familia y amigos al convocar a un sacerdote católico para que le administrara los últimos sacramentos. Murió en 1957, rodeado de estricta seguridad militar por temor de que revelara secretos militares bajo los efectos de la medicación.

Capítulo 7

Propagación de enfermedades infecciosas

7.1. Introducción

Sumario de una introducción posta:

El uso práctico de estos modelos se basa en el hecho de que puedan mantenerse suficientemente realistas. Por supuesto, esto no significa incorporar cada posible detalle, sin más bien cada mecanismo significativo.

Bernoulli en 1760, ecuación diferencial ordinaria no lineal. Efecto de la inoculación de *vacuna* (*cow-pox*) en la propagación de la varicela.

El plan inicial es la discusión de modelos no extendidos en la Sección 7.2, y de modelos extendidos en la Sección X. Estos constituyen la teoría clásica de la propagación de epidemias. En la Sección Y introduciremos las redes complejas, y veremos la propagación en estos sistemas en la Sección Z. Epidemias en sistemas discretos y estocásticos, así como el rol de los tiempos de recuperación e inmunidad, se verán someramente en la Sección W.

7.2. Modelos epidémicos sencillos

En esta sección analizaremos un modelo sencillo del comportamiento temporal de una enfermedad infecciosa sin extensión espacial. Podemos pensar que es una especie de *modelo de campo medio*, o un modelo para una población *bien mezclada*, lo cual en general está lejos de la realidad. Sin embargo, varios de los resultados interesantes que pueden obtenerse son válidos también en modelos más complicados. Consideremos que la población total es constante, y que un pequeño número de individuos infectados es introducido en una población susceptible más grande. El problema básico que nos plan-

teamos es la descripción de la evolución temporal del grupo infectado. Para esto hagamos algunas suposiciones razonables.

Modelo SIR

Consideremos que la enfermedad, después de la recuperación, confiere inmunidad. Dividamos a la población en tres clases:

S: susceptibles, los que pueden infectarse.

I: infectados, que son también los que pueden infectar a otros.

R: removidos, que agrupan a los recuperados e inmunes, o aislados, o muertos.

Se acostumbra a representar esquemáticamente el progreso de la enfermedad con un diagrama del tipo:

$$S \rightarrow I \rightarrow R, \quad (7.1)$$

y llamamos a estos modelos *SIR*.

Llamemos $S(t)$, $I(t)$ y $R(t)$ la cantidad (o la densidad) de los miembros de cada clase. Ahjora hagamos suposiciones acerca de los procesos de incubación y de transmisión, en el espíritu de lo que podríamos decir de una reacción química:

1. El número de infectados crece a una tasa proporcional a la cantidad de infectados y a la cantidad de susceptibles: rSI , con $r > 0$. El número de susceptibles decrece a esta misma tasa, r , llamada *tasa de infección*.
2. La tasa de remoción de infectados hacia la clase R es proporcional al número de infectados solamente: aI , con $a > 0$. El número de recuperados crece a la misma tasa a , llamada *tasa de remoción*. Obsérvese que pa probabilidad de curarse es una constante, y que podemos asociar $1/a$ a un tiempo característico de duración de la infección.
3. El tiempo de incubación es despreciable, de manera que un susceptible que se infecta se vuelve inmediatamente infeccioso.

Con estas tasas de cambio, y la suposición adicional de un a población bien mezclada, en la que todo par de individuos tiene la misma probabilidad de entrar en contacto, podemos escribir el siguiente modelo de campo medio:

$$\frac{dS}{dt} = -rSI, \quad (7.2)$$

$$\frac{dI}{dt} = rSI - aI, \quad (7.3)$$

$$\frac{dR}{dt} = aI. \quad (7.4)$$

Completamos la formulación con condiciones iniciales apropiadas:

$$S(0) = S_0 > 0, \quad I(0) = I_0 > 0, \quad R(0) = 0. \quad (7.5)$$

La conservación de $N = S + I + R$ es automática con estas ecuaciones. Como se ve, es un modelo muy sencillo, pero de cual podemos sacar importantes conclusiones.

¿Cuáles serían las preguntas relevantes a hacerse? En primer lugar, dados r , a , S_0 and I_0 , si la infección se diseminará en la población o no. Y si lo hace, cómo se desarrollará en el tiempo, y cuándo comenzará a declinar.

De (7.3) tenemos, a tiempo $t = 0$:

$$\left. \frac{dI}{dt} \right|_{t=0} = I_0(rS_0 - a) \geq 0 \quad \text{if} \quad S_0 \geq \frac{a}{r} \equiv \rho. \quad (7.6)$$

Y puesto que de (7.2) tenemos que $dS/dt \leq 0$, entonces siempre vale que $S < S_0$ y que, si $S_0 < \rho$,

$$\frac{dI}{dt} \leq 0 \quad \text{for all} \quad t \geq 0. \quad (7.7)$$

En este caso, el número de infectados permanece siempre por debajo de I_0 y tiende a 0 a tiempos largos. No ocurre una epidemia.

Por otro lado, si $S_0 > \rho$, entonces $I(t)$ comienza aumentando, y decimos que ocurre una epidemia. Vemos que se trata de un *fenómeno de umbral*: si $S_0 > S_c = \rho$ hay una epidemia, mientras que si $S_0 < S_c$ no la hay.

ρ es la *tasa de remoción relativa*. Su recíproca es la *tasa de contacto*. $R_0 = rS_0/a$ es la *tasa de reproducción* de la infección. $1/a$ es el período medio de duración de la infección.

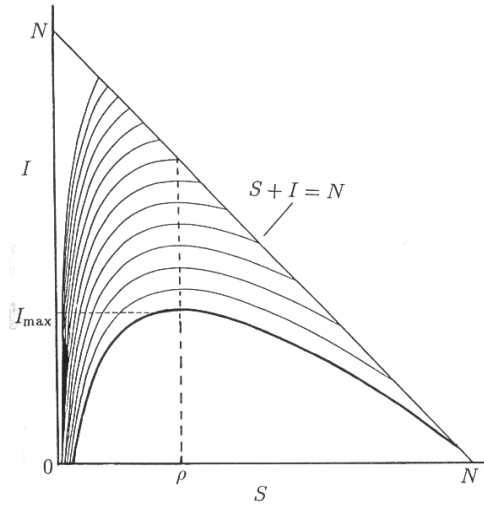
De (7.2) y (7.3) podemos derivar otro resultado importante:

$$\frac{dI}{dS} = -\frac{I(rS - a)}{rSI} = -1 + \frac{\rho}{S}, \quad (I \neq 0). \quad (7.8)$$

Integrando esta ecuación obtenemos trayectorias en el plano de fases (I, S) :

$$I + S - \rho \ln S = \text{constant} = I_0 + S_0 - \rho \ln S_0. \quad (7.9)$$

Estas trayectorias están necesariamente acotadas por el triángulo que se ve en la figura X, debido a la positividad de las variables y al tamaño fijo del sistema.



Otra cuestión importante es cuán severa será la epidemia. De (7.8) podemos encontrar el máximo de I , I_{\max} , que ocurre en $S = \rho$. Entonces, de (7.9):

$$I_{\max} = N - \rho + \rho \ln \left(\frac{\rho}{S_0} \right). \quad (7.10)$$

En la figura vemos que para cualquier valor inicial de I_0 y $S_0 > \rho$, I aumenta de I_0 a I_{\max} , ocurriendo una epidemia. No necesariamente será muy severa, como ocurre cuando I_0 está cerca de I_{\max} . También se puede ver que no hay epidemia si $S_0 < \rho$.

Podemos obtener todavía más resultados de este modelo. Todavía no hemos usado la ecuación de los removidos. De (7.2) y (7.4) tenemos:

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dR} &= -\frac{S}{\rho} \\ \Rightarrow S &= S_0 \exp[-R/\rho] \geq S_0 \exp[-N/\rho] > 0 \\ \Rightarrow 0 < S(\infty) &\leq N. \end{aligned} \quad (7.11)$$

De hecho, en la figura vemos que $0 < S(\infty) < \rho$. Y puesto que $I(\infty) = 0$, tenemos que $R(\infty) = N - S(\infty)$. Entonces, de (7.11):

$$S(\infty) = S_0 \exp \left[-\frac{R(\infty)}{\rho} \right] = S_0 \exp \left[-\frac{N - S(\infty)}{\rho} \right] \quad (7.12)$$

que es una ecuación trascendente de la cual podemos obtener $S(\infty)$, su raíz positiva.

Ahora de (7.12) calculamos el número total de susceptibles que se infectan en el curso total de la epidemia:

$$I_{\text{total}} = I_0 + S_0 - S(\infty). \quad (7.13)$$

Una consecuencia importante de este análisis, en particular de que $I(t) \rightarrow 0$ y que $S(t) \rightarrow S(\infty) > 0$, es que la enfermedad desaparece por falta de *infectados*, y *no* por falta de susceptibles. La epidemia no crece ilimitada hasta infectar a toda la población. siempre hay algunos susceptibles que no se infectan.

Otra observación general es que el fenómeno de umbra está directamente relacionado con la tasa de remoción relativa ρ . Para una dada enfermedad la tasa de remoción relativa varía con la comunidad, y determina por qué algunas epidemias ocurren en ciertas comunidades y no en otras. Por ejemplo, si la densidad de susceptibles es alta (S_0 es grande) y la tasa de recuperación a es pequeña (por ignorancia, falta de cuidados médicos adecuados, etc.), entonces es probable que ocurra una epidemia. (Si todo el resto es igual, a puede ser grande si la enfermedad es muy seria y mata rápidamente al infectado, como en el caso del Ébola, por ejemplo. En tales casos es *improbable* que ocurra una epidemia.)

En epidemias de la vida real puede ser difícil saber exactamente cuántos nuevos infectados hay cada día. Puede ser más fácil contar a los removidos. Para aplicar el modelo a tales situaciones, necesitamos saber el número de removidos por unidad de tiempo, dR/dt . A partir de (7.11) y de (7.4) obtenemos una ecuación para R :

$$\frac{dR}{dt} = aI = a(N - R - S) = a \left(N - R - S_0 \exp \left[-\frac{R}{\rho} \right] \right). \quad (7.14)$$

Conociendo los parámetros, es fácil obtener una solución numérica de esta ecuación. Desafortunadamente ¡en general no se conocen los parámetros! En todo caso, se puede ajustar un fiteo, suponiendo que el modelo describe adecuadamente el fenómeno. En la práctica, si la epidemia no es muy grande R/ρ es pequeño, y si es muy pequeño podemos desarrollar la exponencial de (7.14) obteniendo:

$$\frac{dR}{dt} = a \left[N - S_0 + \left(\frac{S_0}{\rho} - 1 \right) R - \frac{S_0 R^2}{2\rho^2} \right]. \quad (7.15)$$

Esta ecuación aproximada sí puede integrarse, obteniendo:

$$R(t) = \frac{\rho^2}{S_0} \left[\left(\frac{S_0}{\rho} - 1 \right) + \alpha \tanh \left(\frac{\alpha a t}{2} - \phi \right) \right] \quad (7.16)$$

donde

$$\alpha = \left[\left(\frac{S_0}{\rho} - 1 \right)^2 + \frac{2S_0(N - S_0)}{\rho^2} \right]^{1/2}, \quad (7.17)$$

y

$$\phi = \frac{\tanh^{-1} \left(\frac{S_0}{\rho} - 1 \right)}{\alpha}. \quad (7.18)$$

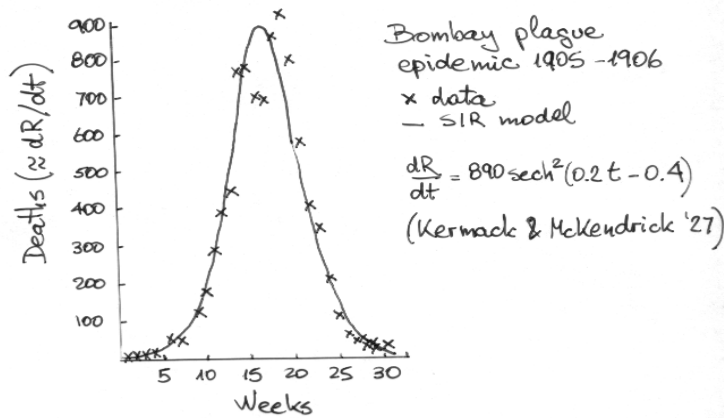
De ésta, la tasa de remoción resulta ser:

$$\frac{dR}{dt} = \frac{a\alpha^2\rho^2}{2S_0} \operatorname{sech}^2 \left(\frac{\alpha at}{2} - \phi \right), \quad (7.19)$$

que tiene sólo tres parámetros, $a\alpha^2\rho^2/2S_0$, $a\alpha$ y ϕ .

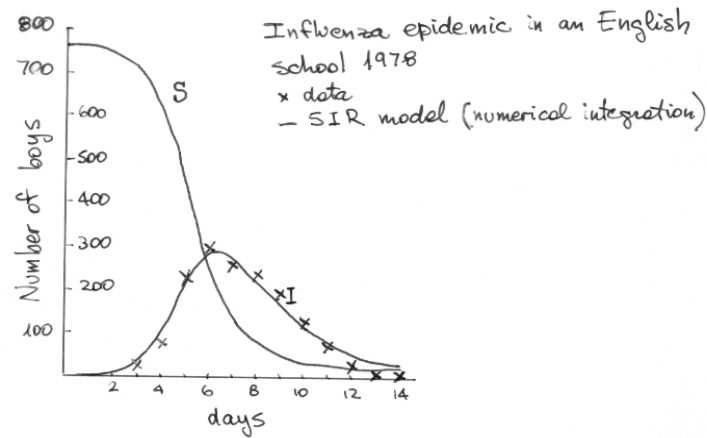
Peste de Bombay, 1905-6

Esta epidemia duró casi un año. Puesto que casi todos los infectados murieron, podemos ajustar la tasa de remoción (7.19) con la tasa de mortalidad. La epidemia no fue severa (comparada con la población de Bombay) y la aproximación funciona muy bien. Este caso fue el modelo *SIR* original, desarrollado por Kermack and McKendrick en 1927.



Gripe en una escuela inglesa, 1978

En una escuela internada en Inglaterra, con un total de 763 niños, se desató una epidemia de gripe que duró del 22 de enero al 4 de febrero de 1978. Fueron atendidos y mantenidos en cama 512 niños durante la epidemia, que parece haberse originado a partir de un caso único. La epidemia es severa y no podemos usar la aproximación. Sin embargo, tenemos directamente $I(t)$ en los datos, y haciendo un fiteo se obtiene la comparación que se muestra en la figura.



Modelos más complicados

Si la enfermedad *no* es de corta duración, entonces es necesario hacer varios cambios en el modelo *SIR*. Para empezar, habría que agregar términos de nacimiento y de muerte en la ecuación de los susceptibles. También habría que agregar un término por muerte natural en las ecuaciones de los infectados y de los recuperados. Estos modelos pueden mostrar comportamientos oscilatorios llamados ondas epidémicas. Ondas epidémicas *espaciales* pueden aparecer si una infección se extiende en un territorio, como analizaremos en la siguiente Sección.

Por otro lado, una enfermedad puede tener un tiempo de latencia o incubación, durante el cual el susceptible ha sido infectado pero todavía no es infeccioso. El período de incubación del sarampión, por ejemplo, es de 8 a 13 días. Para la infección de VIH, por otro lado, puede ser de meses o años. Estos tiempos pueden ser incluidos en el modelo como una demora, o mediante una nueva clase, $E(t)$, en la cual el susceptible permanece antes de pasar a la de infectados. Estos modelos dan lugar a ecuaciones íntegro-diferenciales que tienen comportamiento oscilatorio.

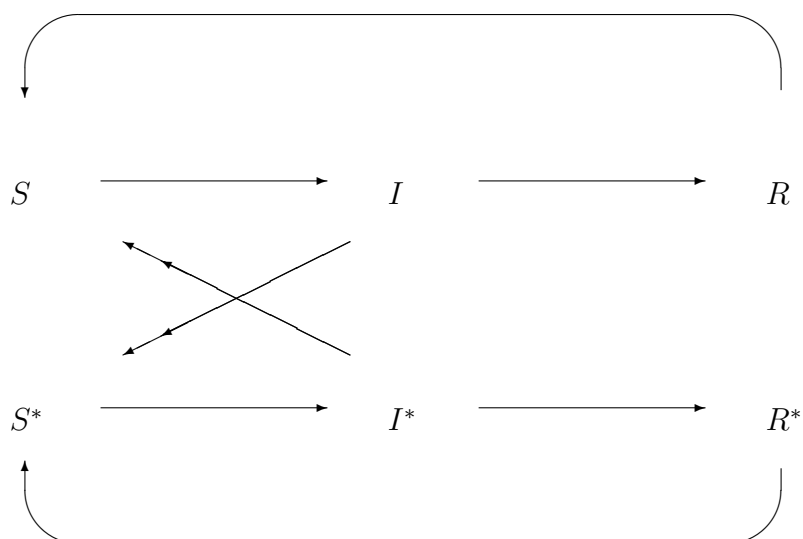
Finalmente, la edad puede jugar un papel importante en la susceptibilidad e infecciosidad. Los modelos con edad se vuelven modelos en derivadas parciales, en los cuales el tiempo y la edad son variables independientes.

Hay muchas más modificaciones que se pueden incorporar en los modelos epidémicos, y que dependen crucialmente de la enfermedad de que se trate.

Un campo de gran importancia es el de las enfermedades de transmisión sexual, que tienen características propias. En muchos casos el portador es asintomático hasta una etapa muy tardía del proceso infeccioso (como en el VIH-SIDA o la *Chlamydia trachomatis*, que puede producir esterilidad en las mujeres sin mostrar ningún otro síntoma). También, las enfermedades de

transmisión inducen poca o ninguna inmunidad, y los recuperados se vuelven susceptibles nuevamente.

Consideremos un modelo simplificado de gonorrea, en el que la población es heterosexual y uniformemente promiscua. Podemos representarlo así:



donde las variables con estrellas son las mujeres, el contagio está representado con flechas dobles, y y los recuperados de cada clase vuelven a ser susceptibles a alguna tasa. Es un modelo *SIRS*.

Pueden surgir complicaciones adicionales con la consideración de aún más grupos: susceptibles, sintomáticos, infectados tratados, infectados no tratados, etc.

En infecciones parasitarias gastrointestinales es necesario además tener en cuenta un mecanismo adicional, el de la complicada respuesta inmune que suscitan. Ésta introduce una demora de la respuesta del huésped, que depende de la densidad del parásito, del tipo:

$$E(t) = \int_{t-T}^t P(\tau) d\tau, \quad (7.20)$$

donde E es una variable que describe el sistema inmune y P es la densidad del parásito. Estas enfermedades tienen un enorme impacto en el mundo en desarrollo, estimándose por ejemplo que existen 1000 millones de casos de *Ascaris lumbricoides* y 500 millones de casos de *Anclystoma duodenale* y de *Nector americanus* (datos de 1979).

7.3. Propagación de epidemias

La propagación espacial de epidemias es un fenómeno menos comprendido que su desarrollo temporal. Sin embargo, existen mecanismos básicos que pueden modelarse de manera aproximada. Los modelos que veremos aquí son no sólo relevantes para la propagación de agentes infecciosos, sino también para la de otros fenómenos de importancia social tales como los rumores, la desinformación, los hábitos contagiosos (drogas, modas) y otros.

7.3.1. Modelo difusivo

Consideremos un modelo más sencillo que el SIR de la Sección anterior. Supongamos que la población consta de dos clases: infectados $I(x, t)$ y susceptibles $S(x, t)$, las cuales son ahora funciones de la variable espacial x así como del tiempo t . Modelamos la propagación espacial como un proceso de difusión, en el que ambas clases tienen el mismo coeficiente de difusión D . No es necesario pensar que los propios individuos son los que se mueven; podemos imaginarlos fijos en el espacio, pero con contactos con sus vecinos, a través de los cuales la enfermedad se propaga. Las tasas de transición entre susceptibles e infectados, así como de remoción de infectados, son las mismas que en el modelo de campo medio. Con esto, escribamos las siguientes ecuaciones para el modelo:

$$\frac{\partial S}{\partial t} = -rIS + D\nabla^2 S, \quad (7.21)$$

$$\frac{\partial I}{\partial t} = rIS - aI + D\nabla^2 I, \quad (7.22)$$

donde r , a y D son constantes positivas. Estas son las mismas ecuaciones que las (7.2) y (7.3) del modelo SIR , con el agregado de la difusión. El problema que ahora nos interesa es la propagación espaciotemporal de la enfermedad cuando se introduce un pequeño número de infectados en una población inicialmente uniforme de susceptibles.

En una dimensión, y reescalando apropiadamente las variables para adimensionalizar las ecuaciones, podemos reescribir el modelo en la forma:

$$\frac{\partial S}{\partial t} = -IS + \frac{\partial^2 S}{\partial x^2}, \quad (7.23)$$

$$\frac{\partial I}{\partial t} = IS - \lambda I + \frac{\partial^2 I}{\partial x^2}, \quad (7.24)$$

que tienen un solo parámetro $\lambda = a/rS_0$. La *tasa de reproducción* de la enfermedad es $1/\lambda$.

Para este modelo es posible analizar las condiciones para la existencia de ondas viajeras, que representan una onda epidémica propagándose en una población susceptible. Para hacerlo procedemos como en el Capítulo 5. Buscamos ondas viajeras haciendo:

$$I(x, t) = I(z), \quad S(x, t) = S(z), \quad z = x - ct, \quad (7.25)$$

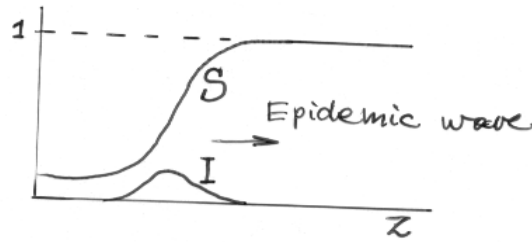
donde c es la velocidad de la onda. Substituyendo en (7.24) tenemos:

$$I'' + cI' + I(S - \lambda) = 0, \quad S'' + cS' - IS = 0, \quad (7.26)$$

donde la prima indica la derivación con respecto a z . Encontremos el rango de λ para el cual existe una solución con c positivo, y con I y S no negativas, tal que

$$I(-\infty) = I(\infty) = 0, \quad 0 \leq S(-\infty) < S(\infty) = 1. \quad (7.27)$$

Esta condición significa que un pulso de infectados se propagará dentro de la población susceptible reduciendo su densidad.



El sistema (7.26) es de cuarto orden. Para avanzar un poco más por medios analíticos, linealicemos la ecuación de I en el borde anterior de la onda, donde $S \rightarrow 1$ y $I \rightarrow 0$:

$$I'' + cI' + (1 - \lambda)I \approx 0, \quad (7.28)$$

que podemos resolver como:

$$I(z) \approx \exp \left[\left(-c \pm \sqrt{c^2 - 4(1 - \lambda)} \right) z/2 \right]. \quad (7.29)$$

Esta solución no debe oscilar alrededor de $I = 0$, puesto que $I(z) \rightarrow 0$. Entonces, la velocidad de propagación y λ deben satisfacer:

$$c \geq 2\sqrt{1 - \lambda}, \quad \lambda < 1. \quad (7.30)$$

Si $\lambda > 1$ no hay solución tipo onda, de modo que éste es el umbral para la propagación de la onda epidémica. Regresando a las expresiones dimensionales, significa que:

$$\lambda = \frac{a}{rS_0} < 1. \quad (7.31)$$

La existencia del umbral (7.31) tiene consecuencias importantes. Podemos ver que existe una densidad crítica mínima de susceptibles, $S_c = a/r$, para la cual puede ocurrir una onda epidémica. Asimismo, para una dada población S_0 y una dada tasa de mortalidad a , existe un coeficiente de transmisión crítico $r_c = a/S_0$ que, si no se excede, previene la epidemia. Hay también un umbral en la mortalidad, $a_c = rS_0$ que, si se excede, previene la epidemia. Podemos ver que cuanto más rápidamente fatal es una enfermedad, menos chances tienen de desencadenar una onda viajera en una población.

Todas estas observaciones tienen consecuencias para los programas de control de epidemias. La densidad de susceptibles se reduce mediante la vacunación. La transmisión puede reducirse mediante el aislamiento, hospitalización, etc. para detener la epidemia.

La velocidad de las ondas en términos dimensionales resulta:

$$V = 2\sqrt{rS_0D} \left(1 - \frac{a}{rS_0}\right)^{1/2}. \quad (7.32)$$

Ésta es la mínima velocidad, que resulta ser la observada debido a mecanismos no lineales de selección dinámica del estado marginalmente estable. De manera similar puede calcularse la onda de $S(z)$.

7.3.2. La Peste Negra en Europa, 1347-1350

La catastrófica pandemia de peste que arrasó en el siglo XIV es tan fascinante que vale la pena resumir algo de su historia.

La Peste Negra, o la Muerte Negra, como se la conoció, fue una epidemia de peste bubónica causada por *Bacillus pestis* y transmitida por pulgas de las ratas a los humanos. Algunos casos de peste neumónica también se transmitían de persona a persona. La enfermedad fue introducida en Italia en diciembre de 1347, traída por un barco genovés proveniente del puerto de Caffa, en el Mar Negro. La ciudad de Caffa era un importante puerto en la ruta comercial entre Oriente y Occidente, y estaba bajo control genovés. En 1347 estaba siendo sitiada ferozmente por las tropas de la Horda Dorada, un estado mongol establecido en Europa oriental y Asia central tras la desintegración del Imperio Mongol. El ejército estaba sufriendo una epidemia de peste, que habían traído de extremo Oriente (donde también ocurrió una severa epidemia). Los mongoles catapultaron cadáveres por sobre las murallas

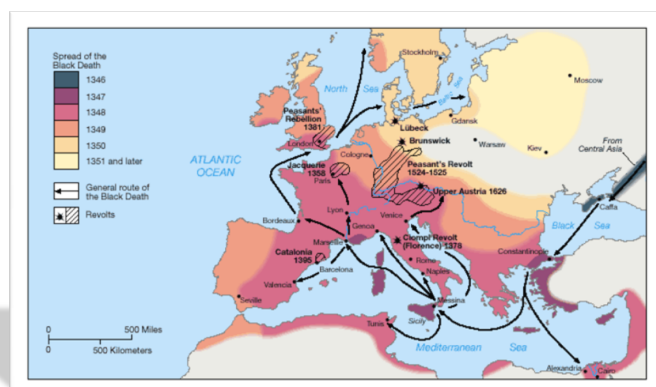


Figura 7.1: Propagación de la Peste Negra en Europa entre 1347 y 1351.

de la ciudad, desencadenando la enfermedad entre los sitiados. Es el primer caso conocido de guerra bacteriológica. La flota genovesa huyó apenas pudo, pero llevando la peste consigo.

Los genoveses atracaron en Sicilia, donde comenzó la más devastadora epidemia que le tocó sufrir al continente europeo. Las ciudades grandes llevaron la peor parte, ya que la densidad de la población favorecía el contagio. Las ciudades, además, eran muy distintas de las ciudades de hoy en día (y hasta de las ciudades de la antigüedad), siendo enormemente mugrientas, infestadas de piojos, pulgas y ratas, muy susceptibles a las enfermedades relacionadas con la malnutrición y la falta de higiene.

La epidemia se propagó por toda Europa a una velocidad de 200 a 400 millas por año, habiendo cubierto todo el continente hacia 1350. La mortandad era enorme, y un 80 % de los infectados fallecían en dos o tres días. Entre *un tercio y dos tercios* de la población murió, unos 25 millones de personas. El 25 % de los pueblos desapareció. En algunos lugares la mortandad fue mayor que en otros: en Italia arrasó con más del 50 % de la población, en Inglaterra con el 70 %, en Hamburgo con el 60 %. También en China, donde la epidemia se había desatado alrededor de 1330, parece que fue devastadora: dos tercios de la población, 5 millones en tan sólo una provincia, Hubbei, donde murieron el 90 %. La figura muestra el desarrollo espacio-temporal del frente epidémico.

8 La epidemia tuvo consecuencias muy dramáticas para la sociedad, que resultó afectada en todos los niveles. Como en la Plaga de Atenas, el hecho de que la peste golpeará por igual a piadosos y pecadores erosionó el poder de la Iglesia predominante, la Católica. También resultó en la persecución indiscriminada de las minorías, a quienes se responsabilizaba de la epidemia: judíos, musulmanes, extranjeros en general, leprosos... En general, desencadenó a



Figura 7.2: Flagelantes y Danza macabra.

un cinismo y un descreimiento en la autoridad, ya que nadie, ni los médicos, ni los magistrados, ni los sacerdotes, podían ni curar ni siquiera *explicar* la peste. Entre otras cosas, condujo a comportamientos religiosos que podrían decirse aberrantes, como los Flagelantes, que marchaban flagelándose públicamente sin detenerse más de un día en ningún lugar. La universalidad de la epidemia produjo una representación artística común hasta hoy en día: la Danza Macabra. Es interesante también la vestimenta de los médicos, representada en muchas obras de la época: un manto largo hasta los pies, guantes, una vara para tocar a los enfermos de lejos, y una máscara en forma de pico, relleno de hierbas aromáticas y especias, que filtraba algún supuesto miasma causante de la enfermedad. Es posible que haya sido relativamente efectiva en evitar el contagio por inhalación de partículas infectadas. Absolutamente nadie relacionó la enfermedad con las ratas, y mucho menos con las pulgas.

Hubo también efectos económicos, ya que el efecto sobre la población y la mano de obra disponible, los precios, el poder político, la capacidad de aplicar justicia, el sistema feudal de servidumbre, así como sobre la urbanización y la posesión de los bienes, resultaron muy afectados. Eventualmente, los cambios condujeron al nacimiento del sistema capitalista y al Renacimiento.

Tras el paso de la Peste Negra hubo rebrotes esporádicos en Europa y en el resto del mundo. El primer rebrote fue en Alemania en 1356. Cada tanto se repitieron, si bien ninguno fue tan dramático como la Peste Negra. Uno de los rebrotes importantes fue la Gran Plaga de Londres, más de 200 años después, que se desató en 1665, aparentemente proveniente de Holanda. Los primeros casos se produjeron en el invierno de 1664 a 1665, y en la primavera de 1665 escapó de control. Hubo 100 mil víctimas, un quinto de la población de Londres. Un fenómeno curioso durante esta epidemia fue que la gente empezó a reaccionar de manera distinta de grandes epidemias anteriores. Por



Figura 7.3: Vestimenta de los médicos durante la Peste Negra.

empezar, la gente no se amontonó en las ciudades. Empezaron a tomar conciencia de que el amontonamiento era perjudicial, y los que podían huyeron al campo. La nobleza así lo hizo, pero también mucha otra gente acomodada. Entre ellos el joven Isaac Newton, que obtuvo su grado en la Universidad de Cambridge en 1665, y como la Universidad cerró a causa de la Plaga, se fue a una casa de campo de su familia. Allí pasó 18 meses, lo que llamó su *annus mirabilis*, durante el cual inventó el cálculo y descubrió la gravitación, entre otros “milagros.”

El aspecto más interesante de la Gran Plaga de Londres, sin embargo, es que es la que marca el comienzo del estudio “científico” de las epidemias, un poco en medio del ambiente de cientificismo que empezaba a impregnar la cultura europea. En 1662 John Graunt había concebido la idea de llevar la cuenta de las estadísticas vitales de la población mediante la publicación de Actas de Mortalidad (la natalidad quedaba registrada en las parroquias. Para 1665 se publicaban semanalmente. Los nombres de algunas de las causas de muerte son difíciles de entender, pero se destacan los muertos por peste durante las semanas de la epidemia.

Luego de la Gran Plaga de Londres surgió un consenso de que la peste había dejado de ser un problema, pero no fue así. La Gran Plaga de Viena ocurrió entre 1679 y los 80's, la Gran Plaga de Marsellas en 1720-1722, poco después la Rebelión de la Plaga en Moscú (1771). La última epidemia de peste fue la Tercera Pandemia, originada en Yunnán, China, en 1855, terminó oficialmente recién en 1959, tras acabar con la vida de 13 millones de personas. Durante esta epidemia la enfermedad llegó por barco desde Oriente

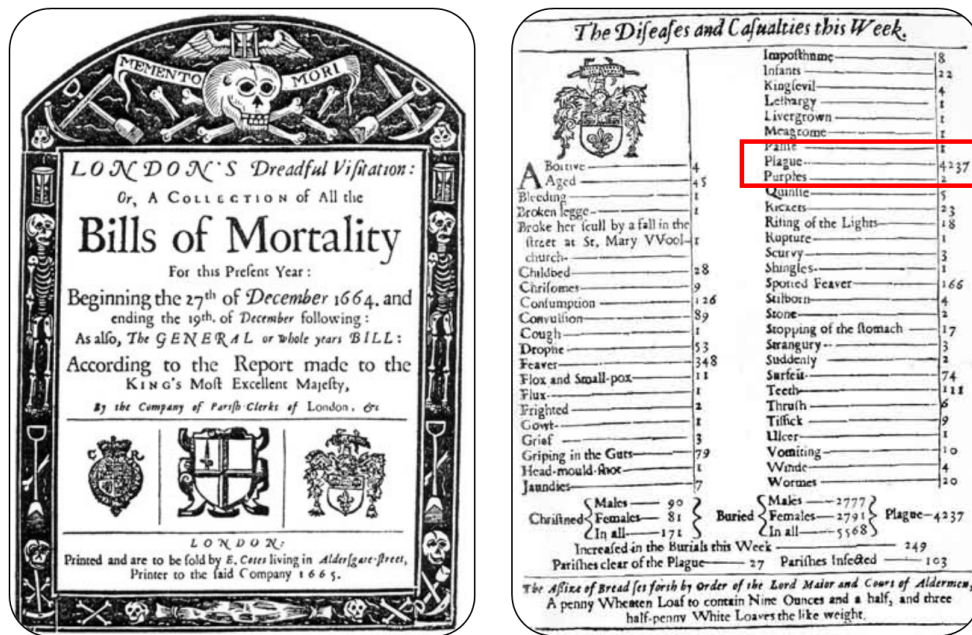


Figura 7.4: Actas de mortalidad de Londres a fines de 1664, cuando comenzaba la epidemia.

al puerto de San Francisco alrededor de 1900, donde hubo una epidemia de tres años con 200 muertos, que comenzó justo tras el terremoto que destruyó la ciudad en 1906. Desde entonces, el bacilo se ha estado propagando de oeste a este en el continente norteamericano, avanzando a una velocidad de unos 50 km por año, llevado por muchos mamíferos pequeños (ardillas, conejos, perritos de la pradera, coyotes, gatos monteses) y no sólo por ratas. Como resultado, todo el oeste norteamericano —y en particular el estado de New Mexico— es uno de los dos grandes focos de peste. En New Mexico hubo 9 casos en 1998, 0 en 1997, 2 en 1996, 4 en 1995 —un promedio de 7,8 casos por año en el período 1970-1991. En los Estados Unidos hubo 341 casos entre 1970 y 1995. Qué pasará cuando el frente de onda llegue a los grandes centros urbanos de la costa este, con sus enormes poblaciones de gente y de ratas, es algo que nadie sabe.

No es fácil estimar los parámetros del modelo difusivo para la Europa del siglo XIV, pero podemos hacer unas cuentas aproximadas. Había unos 85 millones de habitantes, lo que da una densidad de susceptibles $S_0 \approx 20/\text{km}^2$. Los coeficientes de transmisión y difusión son más difíciles de estimar. Supongamos que las noticias y los rumores, con las limitadas comunicaciones de la época, viajaban a 100 km/año, y que la enfermedad se propagaba con éstos. El tiempo de difusión para cubrir una distancia L es $o(L^2/D)$. Esto da

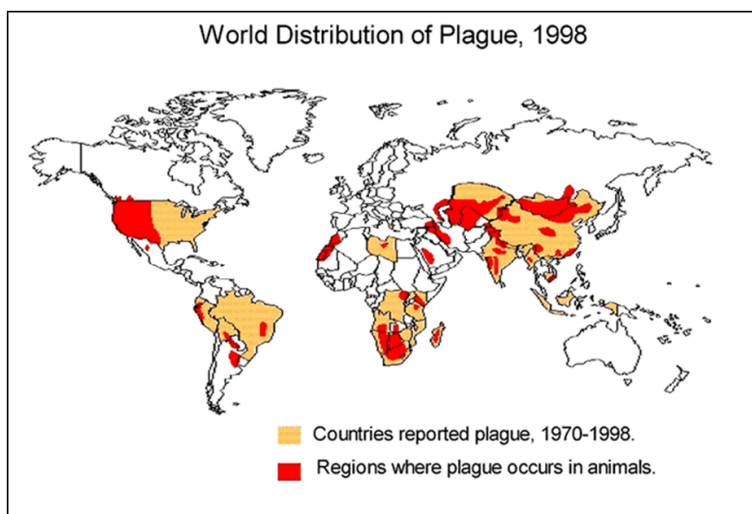


Figura 7.5: Distribución actual de la peste bubónica.

$D \approx 10^4 \text{ km}^2/\text{año}$. Para un coeficiente de transmisión estimado de $r \approx 0,4$, y una tasa de mortalidad $da \approx 15/\text{año}$ (basada en un período de infección de 2 semanas), tenemos $\lambda \approx 0,75$. De la expresión para la velocidad del frente: $c \approx 200 \text{ km/year}$. Las incertezas son enormes, pero estos valores parecen corresponder razonablemente con los fenómenos que ocurrieron.

7.4. Redes complejas

Los modelos de las secciones anteriores constituyen la teoría “clásica” de la propagación epidémica. Si bien son capaces de describir algunos aspectos de la propagación de las enfermedades infecciosas, está claro que las sociedades humanas son mucho más complejas que poblaciones bien mezcladas, o que grillas bidimensionales, o que individuos en difusión. Lo mismo vale para otros sistemas en los que un conjunto de entidades individuales forma una especie de red a lo largo de cuyos vínculos se propaga algún campo, tal como lo hace una enfermedad contagiosa. La Internet y la World Wide Web son ejemplos de tales redes.¹ La célula viva, por su lado, también puede ser vista como una red de sustancias químicas conectadas por reacciones. Y estos no son más que unos pocos ejemplos de la diversidad de este tipo de estructura, pero es fácil alargar la lista: redes de llamadas telefónicas, de publicaciones

¹La Internet es la red física de routers y computadoras conectados por medios de telecomunicación. La WWW es la red lógica de páginas web conectadas por hyperlinks (enlaces).

científicas y sus citas, de actores y su colaboración en películas, de distribución de electricidad, de transporte aéreo... Particularmente fascinante es la red formada por todas las palabras del idioma inglés que, según el diccionario Merriam-Webster, tienen sinónimos. Hay 23 mil de tales palabras, de las cuales 22 mil forman un cluster gigante todo conectado. Esto solo ya es destacable: ¡que sean casi todas sinónimos de las demás! La longitud media del camino que hay que recorrer para conectar cualesquiera palabras en este cluster es de $L = 4,5$. Así que se puede ir desde cualquier palabra hasta cualquier otra, con un significado seguramente completamente distinto, mediante una cadena de ¡apenas cuatro sinónimos!

Tradicionalmente el estudio de estas estructuras es el campo de aplicación de la *teoría de grafos*. Si bien ésta se ocupó de grafos regulares durante mucho tiempo, en los años '50 Erdős y Rényi fueron pioneros en el estudio de grandes grafos aleatorios. En su modelo se dan N nodos, y cada par de nodos se conecta al azar con probabilidad p . Esto da un grafo con aproximadamente $pN(N - 1)/2$ enlaces distribuidos al azar, del cual se conocen muchísimas propiedades.

Uno se pregunta si una red compleja como la sociedad humana es una red al azar. En algún grado lo es, pero nuestra intuición nos dice que también hay cierta organización que el modelo de Erdős-Rényi (ER en adelante) no alcanza a capturar. En los últimos años, con la informatización de muchos campos de la actividad humana, así como del poder de cómputo, comenzó el estudio de muchas redes complejas grandes. Así motivados, ha habido numerosas propuestas y desarrollos de su análisis y su estudio teórico.

Los principales conceptos que han emergido como destacados en este estudio de las redes complejas son: el fenómeno de mundo pequeño (*small world*), la clusterización² y la distribución de grado.

Small world

En cada idioma hay una expresión para referirse al hecho de que, a pesar de que la población humana es inmensa, en circunstancias inesperadas (en las vacaciones, en la sala de espera del dentista, en el gimnasio...) siempre conocemos a alguien con quien tenemos un amigo en común. En castellano decimos “El mundo es un pañuelo”. En inglés se dice “It’s a small world”. El origen de estas expresiones se debe a la observación casual de que, en la red de relaciones humanas, da la impresión de que todos estamos muy

²En inglés se dice *clusterization*, y ninguna de las traducciones españolas es del todo satisfactoria, de manera que seguiremos usando la castellanización de este término. Asimismo, a veces diremos *link* por enlace, *small world* por mundo pequeño, y otras por el estilo.

cerca uno del otro. El psicólogo Stanley Milgram³, en 1967, hizo el primer intento de estudiar cuantitativamente este fenómeno. Preparó una cantidad de cartas dirigidas a un conocido suyo en Boston, y las distribuyó a otras tantas personas elegidas al azar en Nebraska (tan lejos de Boston como pueda imaginarse). Estas personas recibieron las instrucciones de entregar las cartas en mano a algún amigo o conocido cercano, a quien imaginara que estaba más próximo que ellos mismos del destinatario final (de quien, por lo demás, sólo conocían el nombre y dirección). Las cartas debían así pasar de mano en mano, en la esperanza de que lentamente llegarían a su destinatario. Cada eslabón de la cadena iría agregando una marquita para medir la longitud del recorrido. Resultó que muchas de esas cartas llegaron a destino y que, en promedio, lo habían hecho en seis pasos: una cadena de seis eslabones para conectar un montón de gente al azar en Nebraska con el amigo de Milgram en Boston. La situación empezó a llamarse “seis grados de separación”, y alcanzó notoriedad inclusive en la cultura popular, primero a través de una obra de teatro, luego de una película (con Donald Sutherland y un jovencísimo Will Smith) y más tarde en varios juegos frívolos en los que se calculan los grados de separación entre personajes famosos, tales como Kevin Bacon o Monica Lewinsky.⁴

³Se trata del mismo Milgram que llevó a cabo un célebre experimento sobre la obediencia en 1961. Búsquelo en la Web, es fascinante.

⁴El más famoso fue el Oráculo de Bacon en Virginia. Kevin Bacon es un actor bien conocido por haber actuado en muchas películas, en general como actor secundario. En una entrevista en 1994 mencionó que había actuado con todo el mundo en Hollywood, o a lo sumo con alguien que había trabajado con alguno de los pocos que no habían trabajado con él. Un grupo de estudiantes mirando la tele, al notar que después de *Footloose* daban *The air up there*, se preguntaron si sería verdad, y si Bacon no sería, a pesar de su falta de estrellato, una especie de centro alrededor del cual giraba todo el universo de Hollywood. Usando la Internet Movie Data Base, de reciente creación, fue posible analizar esto cuantitativamente, definiendo el número Bacon: Kevin Bacon tiene número Bacon 0, un actor que colaboró con Kevin Bacon tiene número Bacon 1, y así sucesivamente. Así se puede calcular, por ejemplo, que Rober de Niro tiene número Bacon 1 (ya que trabajó con K. B. en *Sleepers*), mientras que Elvis Presley tiene número Bacon 2 (habiendo estado con John Wheeler en *Live a little, love a little*, en 1968, quien trabajó con K. B. en *Apollo 13*). Eva Perón tiene número Bacon 4; Carlos Gardel, número Bacon 3, igual que Andrea del Boca. El máximo número Bacon es 8 (¿quién es (o son)?), y el valor medio es 2,95 (datos obtenidos hace unos años, basados en una red de 600 mil actores). Lo más interesante es que todas estas propiedades no manifiestan una posición privilegiada de Kevin Bacon en Hollywood, sino que ocurren alrededor de todos los miembros en una red social. Para cualquier otro actor X se puede definir el número X, por supuesto. Resulta que el actor *peor* conectado tiene máximo número propio de apenas 14, con un promedio de 9. El número Connery promedio es 2,8, así que Sean Connery está mejor ubicado en Hollywood que Bacon. Mejor conectados aún están Dennis Hopper (2,74 de promedio), seguido por Harvey Keitel y Donald Sutherland. Este último es protagonista de la película *Six degrees*

No es difícil percatarse de que, más allá de la aparente trivialidad de todo esto, existen consecuencias importantes de este fenómeno, que hoy en día llamamos el fenómeno *small world*. Evidentemente es algo relevante en la propagación de información, rumores, modas, noticias y, por supuesto, enfermedades infecciosas; todas cosas que se propagan en una red de contactos de persona a persona. El fenómeno *small world* puede tener consecuencias dramáticas puesto que estos agentes pueden propagarse de manera mucho más rápida en este tipo de estructuras que en una grilla regular, donde la distancia entre pares es típicamente mucho mayor.

Los grafos random (tipo ER) son “pequeños” en este sentido. La longitud media del camino entre cualquier par de nodos escala aproximadamente como el logaritmo del tamaño de la red: $L \sim \ln(N)/\ln(\langle k \rangle)$ (donde $\langle k \rangle$ es el valor medio del *número de coordinación*, o *grado*, o *conectividad*). (Este resultado es válido para p no muy chico, específicamente para $pN > 1$.)

Clusterización

Una característica propia de las redes sociales⁵, por oposición a las redes ER, es que el círculo de conocidos de una persona tiende a superponerse con el círculo de los conocidos de sus conocidos. Los amigos de mis amigos tienden a ser también *mis* amigos. Mirando los enlaces, las relaciones de amistad suelen formar muchos “triángulos” en la red. Esto produce un alto (y variable) grado de *clusterización*, o formación de *grupos* (*cliques* en inglés). Este aspecto del fenómeno, definitivamente ausente en las redes random tipo ER, fue reconocido por primera vez por Watts y Strogatz, quienes lo incorporaron en su modelo de redes *small world*, publicado en un artículo en Nature en 1998 [39], y que desató un frenesí de actividad que acabó atrayendo la atención de la comunidad de físicos.

Se puede estudiar esto cuantitativamente definiendo un coeficiente de clusterización C como la fracción media de pares de vecinos que son también vecinos entre sí. Es decir, supongamos que el nodo i tiene k_i enlaces que lo

of separation, donde se explota el concepto. Estos valores van cambiando todo el tiempo, por supuesto. El Oráculo sigue funcionando en oracleofbacon.org. Otro número famoso es el número Erdős, asociado al matemático húngaro Paul Erdős, el más prolífico de la historia (1400 papers). Pasó buena parte de su vida de manera itinerante, colaborando con los matemáticos que le ofrecían asilo. El número Erdős máximo es 15, con mediana 5 y media 4.65. Mi propio número Erdős es 5.

⁵En años recientes la expresión *red social* ha pasado a significar casi exclusivamente una plataforma informática para relacionarse con otras persona, al estilo de Facebook o Twitter. Hay que tener presente, sin embargo, que el significado de *red social* es anterior y mucho más amplio. La *sociedad* humana misma es una red social. También la red de amistades en un club, en una escuela. En este sentido (y no exclusivamente en el de Facebook, circunstancialmente de moda) se la usa aquí y en la literatura sobre este tema.

conectan a otros nodos. Si todos los vecinos de i estuvieran conectados entre sí, habría $k_i(k_i-1)/2$ enlaces entre ellos. Supongamos que, en lugar de tantos, hay E_i . Entonces se define la clusterización alrededor de i como:

$$C_i = \frac{2E_i}{k_i(k_i - 1)}. \quad (7.33)$$

El coeficiente de clusterización de la red se define luego como el promedio de C_i sobre la red. En una red *completamente conectada* se tiene que $C = 1$. Pensándolo en términos probabilísticos, podemos decir que C es la probabilidad de que dos nodos que son vecinos de un mismo nodo, sean vecinos entre sí. En una red random de ER, se tiene que $C = p = \langle k \rangle / N$, que es muy pequeño para redes grandes. (Considere el sub-grafo formado por un sitio y sus vecinos. La probabilidad de que un par de éstos esté conectado es p , tal como para cualquier otro par de la red.) En redes del mundo real se encuentra que C es significativamente menor que 1, pero mucho más grande que $o(N^{-1})$. La redes small world de Watts y Strogatz presentan este comportamiento.

Distribución de grados

En una red del mundo real no todos los nodos tienen el mismo número de enlaces (llamado *grado* o *conectividad* del nodo). Es razonable entonces estudiar la *distribución de grados* $P(k)$, que caracteriza la manera y magnitud de esta diversidad. Esta distribución da la probabilidad de que un nodo tenga exactamente k enlaces. Puesto que una red ER se construye precisamente asignando links al azar, la mayor parte de los nodos tienen un grado cercano al promedio $\langle k \rangle$, y $P(k)$ es una distribución de Poisson con máximo en este valor. Se ha visto que algunas redes verdaderas tienen colas exponenciales en la región de k grande, si bien son significativamente diferentes de una distribución de Poisson. Otras, en cambio, tiene colas tipo ley de potencia: $P(k) \sim k^{-\gamma}$ y se las llama *redes libres de escala*.

7.4.1. Redes *small world* de Watts y Strogatz

Watts y Strogatz propusieron un modelo que interpola, usando un único parámetro de desorden, entre una grilla ordenada y un grafo random [39, 40]. Su procedimiento consiste en tomar, como punto de partida, una red regular de número de coordinación k (usualmente un anillo, con $k/2$ enlaces para cada lado). El coeficiente de clusterización de esta red puede calcularse exactamente, y da

$$C = \frac{3(k-2)}{4(k-1)}, \quad (7.34)$$

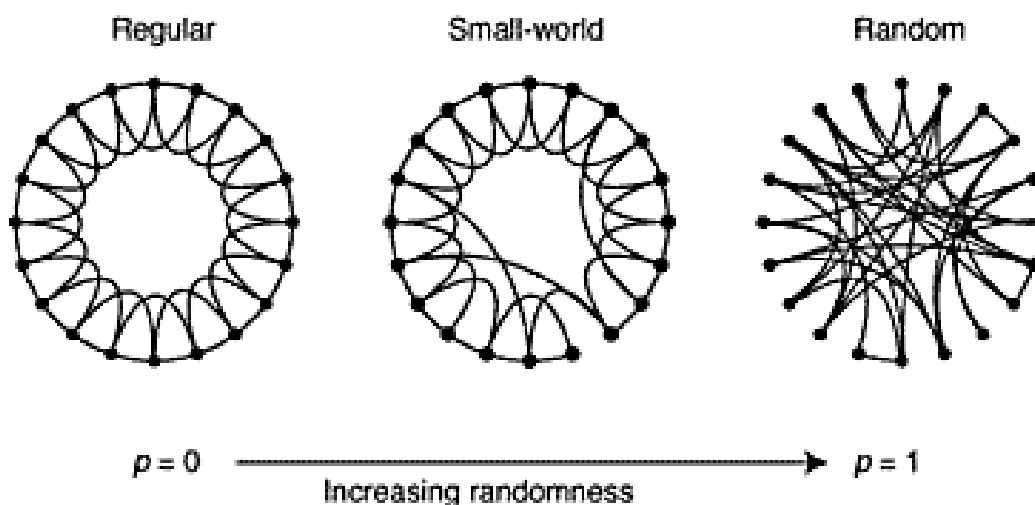


Figura 7.6: Procedimiento de recableado para construir estructuras small world a partir de una red regular.

válido para $k < 2N/3$, y que tiende a $3/4$ en el límite de k grande. Estas estructuras no presentan el fenómeno small world, obviamente. De hecho, la distancia de nodo a nodo crece linealmente con N .

Luego se agrega cierto grado de aleatoriedad en esta estructura básica de baja dimensión. Esto se logra mediante un recableado, o reconexión, de algunos enlaces. Uno a uno se recorren los nodos y, para cada uno de sus links que apuntan (digamos) a la derecha, con probabilidad p se lo reconecta al azar con cualquier otro nodo de la red. Para p pequeño el nuevo grafo es *casi* regular, con unos pocos links de largo alcance en el sistema. En la figura se muestra esquemáticamente el procedimiento, para un sistema con $k = 4$.

Esos pocos cortocircuitos en el anillo son cruciales. En estos sistemas con p pequeño, resulta que la distancia media entre nodos es esencialmente la misma que en un grafo random del mismo tamaño y conectividad. Sin embargo, su coeficiente de clusterización (esencialmente $3/4$ para p chico) es muchos órdenes de magnitud mayor que en los grafos random. Por ejemplo, para $N = 1000$ y $k = 10$, la distancia media es $L = 3,2$ en un grafo random. En una red small world con $p = 1/4$ es $L = 3,6$, comparada con $L = 50$ de la red regular.

Existe también una segunda versión del modelo, en la cual en lugar de recablear enlaces se los agrega con probabilidad p a una red regular inicial. La razón de esta modificación es que no puede resultar desconectada por el procedimiento, cosa que sí puede ocurrir en el modelo de Watts y Strogatz.

Algunos resultados han sido probados rigurosamente para estos sistemas,

y muchos más han sido explorados numéricamente. Resumamos algunos de ellos.

La mayor parte del trabajo se concentró inicialmente en las propiedades del camino medio entre nodos. Se observó que comenzaba a decrecer en cuanto $p > 2/Nk$, condición que garantiza la existencia de al menos un cortocircuito en la red. Esto se puede interpretar como la existencia de una longitud de transición dependiente de p , ξ , tal que para un valor dado de k , si $N < \xi$ entonces $L \sim N$, y si $N > \xi$ entonces $L \sim \ln N$. Se propuso entonces que la longitud característica de los caminos entre nodos escala como:

$$L(N, p) \sim \xi F\left(\frac{N}{\xi}\right), \quad (7.35)$$

donde

$$F(x) = \begin{cases} x & \text{if } x \ll 1, \\ \ln(x) & \text{if } x \gg 1, \end{cases} \quad (7.36)$$

y, tanto de resultados numéricos como analíticos, resulta:

$$\xi = \frac{1}{pk}. \quad (7.37)$$

La divergencia de ξ cuando $p \rightarrow 0$ es reminiscente de un punto crítico: hay una especie de transición de fase a $p = 0$ entre un comportamiento $L \sim N$ y uno con $L \sim \ln N$. En otras palabras, para un sistema infinitamente grande, una cantidad infinitesimalmente pequeña de desorden induce el comportamiento small world.

Finalmente se demostró, tras cierta controversia, que la longitud característica de los caminos entre nodos obedece el scaling (en dimensión d):

$$L(N, p) \sim \frac{N}{k} F(pkN^d), \quad (7.38)$$

donde

$$F(x) = \begin{cases} 1 & \text{if } x \ll 1, \\ \ln x/x & \text{if } x \gg 1. \end{cases} \quad (7.39)$$

Además de tener una longitud de caminos corta, las redes small world presentan una clusterización relativamente alta para un rango amplio de valores de p . La clusterización en este modelo depende sólo de k , y no de N . El valor de $C(p)$ permanece cercano a $C(0)$ hasta un valor relativamente grande de p . Una situación típica es la que se ve en la figura 7.7, donde se muestran juntas la distancia media entre nodos y la clusterización. El régimen intermedio, donde la clusterización es grande —como en una red regular— y la longitud media de caminos es corta —como en una red random— corresponde a los mundos pequeños.

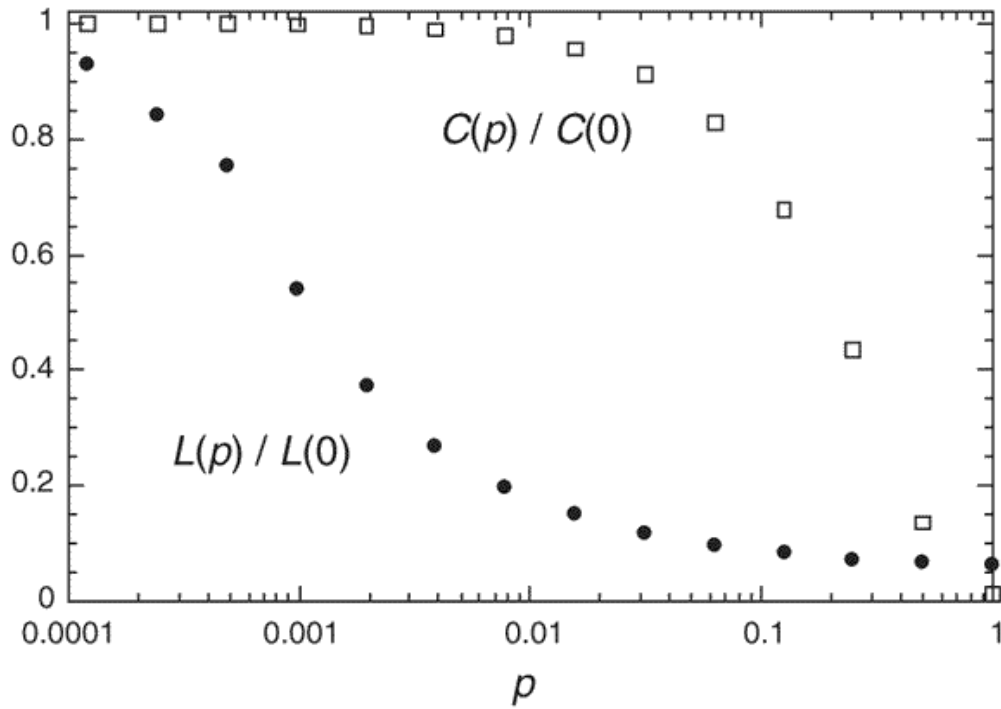


Figura 7.7: Longitud característica de caminos entre nodos y coeficiente de clusterización (ambos normalizados) de los mundos pequeños de Watts y Strogatz.

7.4.2. Redes libres de escala

Las redes *libres de escala*, o *scale-free*, propuestas por Barabási y Albert [42, 43], ponen el énfasis en la evolución, en la construcción de las redes. Su modelo no comienza con un conjunto de N nodos y algunos links, sino que se comienza con un pequeño núcleo, a partir del cual la red crece mediante la adición de nuevos nodos que se conectan a la red preexistente. Esto, presumiblemente, refleja la manera en que las verdaderas redes llegan a ser lo que son. La principal regla en este tipo de modelos es la de *conexión preferencial*: la probabilidad de conectarse a un nodo depende del grado de tal nodo, por ejemplo de acuerdo a una ley tipo:

$$\Pi(k_i) = \frac{k_i}{\sum_j k_j}. \quad (7.40)$$

Tras t pasos de evolución, consistentes en agregar nodos de a uno, cada uno con m nuevos enlaces, la red ha crecido hasta tener $N = t + m_0$ nodos y mt links.

Se puede hacer un modelo continuo muy sencillo para mostrar el comportamiento de la distribución de grados. El grado k_i del nodo i aumenta cada vez que un nuevo nodo se conecta a él. Esto ocurre con probabilidad $\Pi(k_i)$. Supongamos que k_i es una variable continua del tiempo. Podemos escribir la ecuación de evolución

$$\frac{\partial k_i}{\partial t} = m\Pi(k_i) = m \frac{k_i}{\sum_{j=1}^{N-1} k_j}, \quad (7.41)$$

donde la suma en el denominador recorre todos los nodos excepto el apenas agregado: $\sum_{j=1}^{N-1} k_j = 2mt - m$, de modo que:

$$\frac{\partial k_i}{\partial t} = \frac{k_i}{2t}. \quad (7.42)$$

Con la condición inicial de que el nodo i tenía $k_i(t_i) = m$ cuando fue agregado, puede resolverse la ecuación diferencial:

$$k_i(t) = m \left(\frac{t}{t_i} \right)^{1/2}. \quad (7.43)$$

Ahora, antes de proseguir con la probabilidad de tener exactamente k enlaces, calculemos la probabilidad de que un nodo tenga grado $k_i(t)$ menor que k . Esto se puede escribir así:

$$P(k_i(t) < k) = P\left(t_i > \frac{m^2 t}{k^2}\right). \quad (7.44)$$

Suponiendo que agregamos nodos a intervalos regulares, los t_i tienen distribución de probabilidad uniforme

$$P(t_i) = \frac{1}{N} = \frac{1}{t + m_0}. \quad (7.45)$$

Usando esto en la expresión anterior tenemos:

$$P\left(t_i > \frac{m^2 t}{k^2}\right) = 1 - P\left(t_i \leq \frac{m^2 t}{k^2}\right) = 1 - \frac{m^2 t}{k^2(t + m_0)}. \quad (7.46)$$

Y la distribución de grado puede finalmente obtenerse usando :

$$P(k) = \frac{\partial P(k_i(t) < k)}{\partial k} = \frac{2m^2 t}{m_0 + t} \frac{1}{k^{2+1}} \quad (7.47)$$

que tiene el comportamiento asintótico ($t \rightarrow \infty$):

$$P(k) \sim 2m^2 k^{-\gamma}, \quad \text{with } \gamma = 2 + 1 = 3, \quad (7.48)$$

con un exponente que es independiente de m .

Esta ley de potencia es universal, lo cual impone ciertas limitaciones a la aplicabilidad del modelo en situaciones reales, que suelen tener exponentes distintos. El exponente puede modificarse cambiando la ley de conexión preferencial $\Pi(k_i)$, lo cual parece ser efectivamente el caso en algunas redes reales.

¿Qué tan importantes son los roles del crecimiento y de la conexión preferencial para la obtención de una distribución de grado tipo potencia? Sin la conexión preferencial (conectando cada nuevo nodo con probabilidad uniforme a los preexistentes), el modelo continuo da una $P(k)$ exponencial. Sin el crecimiento (comenzando con N nodos desconectados, y agregando enlaces con conexión preferencial) $P(k)$ resulta no estacionaria. A tiempos cortos es una ley de potencia, pero evoluciona hacia una Gaussiana (eventualmente, todos los nodos se conectan).

Las redes libres de escala son “pequeñas”, en el sentido de presentar el fenómeno small world. Se ha mostrado que la longitud media de los caminos crece logarítmicamente con N . Este resultado se basa en un fiteo empírico, y no existen argumentos analíticos que lo sustenten.

El comportamiento de la clusterización en estos modelos es distinto que en los modelos small world. En lugar de ser independiente de N , decae siguiendo una ley de potencia $C \sim N^{-0.75}$, que es sin embargo más lenta que el comportamiento de las redes aleatorias, para las cuales $C = \langle k \rangle / N$. El coeficiente de clusterización de los nodos, además, depende del grado de cada nodo, lo cual es importante porque el grado es muy heterogéneo en la red. Como el coeficiente de clusterización también sigue una ley de potencia, los nodos menos conectados forman regiones densamente clusterizadas de la red, que se conectan con otras similares mediante los *hubs* provistos por los nodos de grado más alto, que se pueden interpretar como responsables del fenómeno small world.

También se puede modificar el crecimiento lineal del modelo, con efectos en la topología de la red. Por ejemplo, el aumento en el grado medio observado en la Internet, la WWW o la red de coautoría de trabajos científicos, sugiere que en los sistemas reales el número de links aumenta más rápido que el número de nodos.

Digresión: libre de escala

El nombre *libre de escala* se debe al hecho de que las funciones algebraicas, o leyes de potencia, son invariantes de escala. Si se tiene una función $f(x) = ax^k$, una transformación de escala en la variable lleva a $f(\lambda x) = a(\lambda x)^k = \lambda^k ax^k = \lambda^k f(x) \propto f(x)$. Esto implica, además, que todas las leyes con el mismo exponente son equivalentes, un fenómeno conocido

como *universalidad*. Esto es lo que ocurre en las transiciones de fase de la mecánica estadística. En los puntos críticos ciertas cantidades obedecen leyes de potencia, lo cual permite caracterizarlos mediante los *exponentes críticos*. Sistemas que tienen dinámicas microscópicas completamente distintas pueden pertenecer a la misma clase de universalidad, y comparten muchas propiedades (como el modelo de Ising en el punto de Curie y los líquidos clásicos en la transición líquido-vapor).

Los fractales suelen llamarse libres de escala, si bien es más apropiado llamarlos *autosimilares*. En ellos la relación $f(\lambda x) = \lambda^k f(x)$ se cumple sólo para (ciertos) valores discretos de λ .

Una distribución de probabilidad se llama libre de escala si es de la forma $p(x) = L(x)x^{-\alpha}$ donde $L(x)$ es una función suficientemente suave (y que necesitamos para normalizar la probabilidad). Es habitual que, para evitar la divergencia en $x = 0$, se tome un valor mínimo x_0 como cota inferior de la variable. En tal caso la distribución, convenientemente normalizada, es:

$$p(x) = \frac{\alpha - 1}{x_0} \left(\frac{x}{x_0} \right)^{-\alpha}. \quad (7.49)$$

Es sencillo ver que, dependiendo de α , todos los momentos de $p(x)$ divergen a partir de alguno. Así, si $\alpha < 2$ divergen el valor medio y todos los momentos. Si $2 < \alpha < 3$ el valor medio es finito, y divergen la varianza y los momentos superiores. Y así por el estilo.

Una modificación habitual es una ley de potencia con un cutoff exponencial (que no es estrictamente invariante de escala):

$$p(x) \propto L(x)x^{-\alpha}e^{-\lambda x}. \quad (7.50)$$

Para x suficientemente grande la exponencial termina aplastando la “cola ancha” de la ley algebraica. Muchas leyes naturales son de este tipo aunque la parte algebraica sea la más interesante o visible. La ley de Gutenberg-Richter de la distribución de la magnitud de los terremotos, por ejemplo, no puede ser estrictamente una potencia porque la energía almacenada en la corteza terrestre es finita. Al acercarse a ese límite la ley de potencia necesariamente resultará achatada por un cutoff. Esta energía es muy grande comparada con los terremotos habituales, pero puede ser relevante en etapas tempranas de formación del sistema solar, cuando la colisión de planetesimales era frecuente.

7.5. Epidemias en redes complejas

Todo tipo de red ofrece un sustrato para interesantes procesos dinámicos, tales como la propagación de información, ideas, modas, energía, enfermeda-

des. Campos de aplicación posibles son los juegos, los autómatas celulares, la sincronización de osciladores, la percolación, las caminatas al azar, la tolerancia al error, etc. Además, las redes pueden ser mucho más complejas que las que acabamos de ver: puede ser dirigidas (con links asimétricos), bipartitas (hombres y mujeres...), heterogéneas (con links pesados), cambiantes... De entre todos los aspectos fascinantes que sugiere el concepto de redes complejas, discutiremos aquí solamente el fenómeno de la propagación de un agente infeccioso. En particular, nos interesan las siguientes preguntas: ¿De qué manera depende la dinámica de la epidemia de la estructura de la población? ¿Hay consecuencias aplicables a las estrategias de control de una epidemia que dependen de las características topológicas de la red?

7.5.1. Epidemias en redes small world

Usemos una versión discreta de un modelo *SIRS* [45]. La enfermedad tiene tres etapas: susceptible (*S*), infectado (*I*), y refractario (*R*). Un elemento de la población es un nodo, descrito por una sola variable dinámica que puede adoptar uno de esos tres valores. Los susceptibles pueden pasar a infectados por contagio. Una vez infectados, el estado procede de manera determinista en tiempo discreto a lo largo de las etapas de la enfermedad:

$$S \rightarrow I \rightarrow R \rightarrow S, \quad (7.51)$$

pasando un tiempo τ_I en el estado infectado y un tiempo τ_R en el refractario, luego de lo cual regresa al estado susceptible. La enfermedad no confiere inmunidad permanente. En los hechos, se trata de un sistema excitable, similar a los que se observan en sistemas químicos del tipo de la reacción de Belousov-Zhabotinskii.

El contagio de un elemento susceptible ocurre estocásticamente a nivel local. Si el elemento i es susceptible, y si tiene k_i vecinos, de los cuales k_{inf} están infectados, entonces i se contagia con probabilidad $p_{\text{inf}} = k_{\text{inf}}/k_i$. Obsérvese que i se infecta con probabilidad 1 si todos sus vecinos están infectados. En lugar de este mecanismo (libre de parámetros) son posibles otros mecanismos de infección, por supuesto. Por ejemplo, si el susceptible tiene probabilidad q de contagiarse de cada vecino infectado, tenemos una probabilidad de contagio $[1 - (1 - q)^{k_{\text{inf}}}]$. Preferimos el primero para ahorrarnos un parámetro.

La red se pone en un estado inicial consistente en casi todos nodos susceptibles, con unos pocos infectados distribuidos al azar. Analizando el comportamiento temporal a partir de este estado en redes con distintos valores de p podemos comparar la evolución de la epidemia en sociedades con distintas topologías.

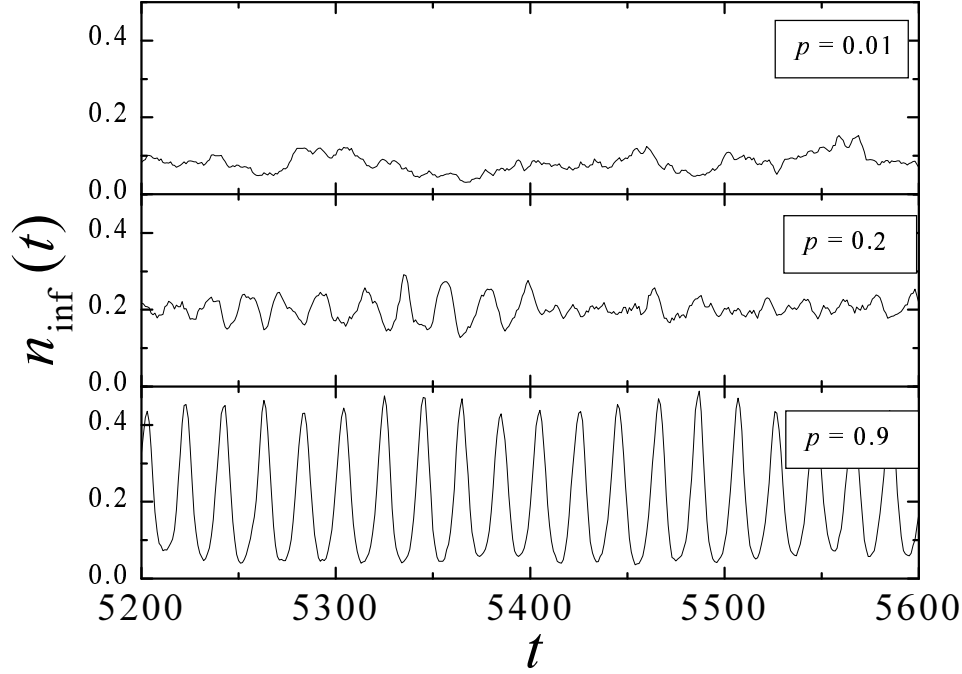


Figura 7.8: Fracción de infectados como función del tiempo. Se muestran tres series temporales, correspondientes a diferentes valores del parámetro de desorden p , como se ve en las leyendas. Los otros parámetros son: $N = 10^4$, $K = 3$, $\tau_I = 4$, $\tau_R = 9$, $N_{\text{inf}}(0) = 0,1$.

La figura 7.8 muestra parte de la evolución temporal de la fracción de infectados, cuando ya ha transcurrido un tiempo transitorio y se ha alcanzado un estado estacionario. Se muestran tres de estos estados, correspondientes a redes con distintos valores de p . Puede verse claramente una transición entre una situación endémica y una oscilatoria. Con $p = 0,01$ (arriba), donde la red es casi una red regular, el estado estacionario es un punto fijo, con fluctuaciones. Esta situación corresponde a una infección endémica, con una fracción pequeña y persistente de nodos infectados. A valores mayores de p —como en el caso con $p = 0,9$ que se ve en el panel inferior de la figura— aparecen oscilaciones autosostenidas de gran amplitud. La situación es casi periódica, con un período bien definido y pequeñas fluctuaciones de amplitud. El período es algo mayor que τ_0 , puesto que incluye un promedio del tiempo que un individuo pasa en el estado S antes de reinfectarse. Un modelo de campo medio del sistema, que podría imaginarse válido cuando $p = 1$, efectivamente

tiene oscilaciones. La transición entre ambos estados se observa (en este sistema relativamente chico) a un valor intermedio del parámetro de desorden, $p = 0,2$, exhibido en el panel central. Aquí se aprecian algunas oscilaciones periódicas de pequeña amplitud, ruidosas, apareciendo y desapareciendo en un mar de fluctuaciones fuertes. Por otro lado, se observa que el valor medio del número de infectados crece con p .

Esta formación de oscilaciones persistentes responde a la sincronización espontánea de una fracción significativa de los elementos del sistema. Podemos describir el ciclo de enfermedad de cada nodo i con una variable de fase $\tau_i(t) = 0, 1, \dots, \tau_I + \tau_R = \tau_0$. En la situación oscilatoria las fases se sincronizan, y recorren el proceso infeccioso todas juntas, enfermándose al mismo tiempo, recuperándose al mismo tiempo. Esto se puede caracterizar mediante un parámetro de sincronización:

$$\sigma(t) = \left| \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N e^{i\phi_j(t)} \right|, \quad (7.52)$$

donde $\phi_j = 2\pi(\tau_j - 1)/\tau_0$ es una fase geométrica correspondiente a τ_j .

Cuando el sistema no está sincronizado, las fases están bien separadas en el ciclo y los números complejos $e^{i\phi}$ están correspondientemente muy distribuidos en el círculo unidad. En esta situación σ es pequeño. Por otro lado, cuando una porción significativa de los elementos está sincronizada en el ciclo, σ es grande. La sincronización sería estrictamente $\sigma = 1$ si todos los elementos estuvieran en el mismo estado al mismo tiempo. Sin embargo, tal estado terminaría en $N_{\text{inf}} = 0$ tras τ_0 pasos temporales, y la epidemia acabaría ya que no hay infección espontánea de susceptibles.

El parámetro de sincronización es un buen parámetro de orden para estudiar el comportamiento del sistema para tamaños crecientes. La figura 7.9 lo muestra como función de p , obtenido promediando sobre el tiempo y sobre realizaciones, correspondiente a sistemas de tamaño $N = 10^3, 10^4, 10^5$ and 10^6 . Se puede observar una transición en la sincronización a medida que p crece de 0 a 1. La transición es más abrupta para sistemas más grandes, alrededor del valor del parámetro de desorden $p_c \approx 0,4$. Vale la pena destacar que la transición de sincronización ocurre como función de la *estructura* de la red, en contraste con el fenómeno de sincronización como función de la *intensidad* de la interacción, como en otros modelos de osciladores acoplados. Este comportamiento se observa, además, para un rango amplio de valores de τ_I , τ_R , K y la fracción inicial de infectados.

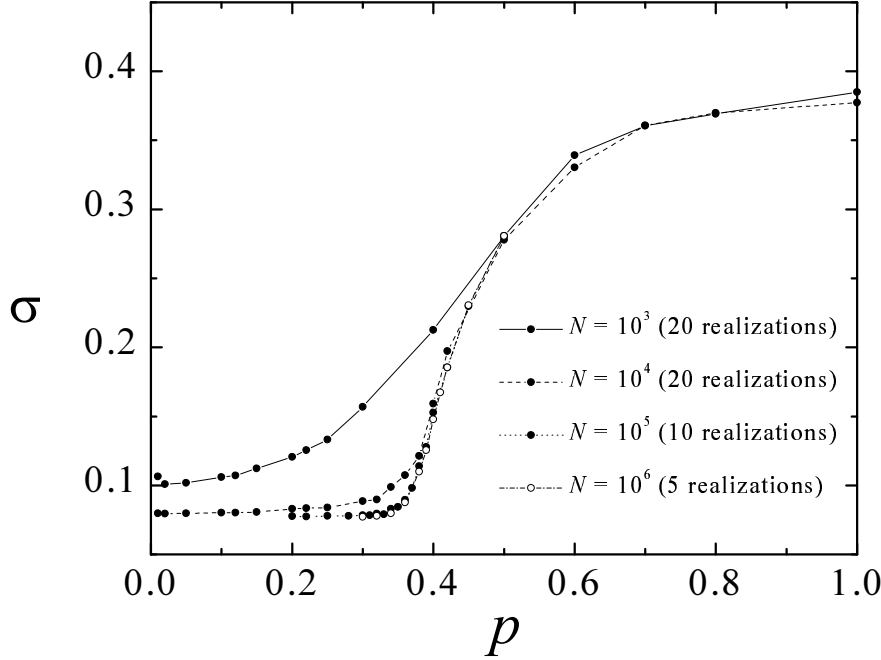


Figura 7.9: Sincronización del sistema como función de parámetro de desorden p . Cada punto es un promedio temporal y sobre realizaciones. Otros parámetros: $K = 3$, $\tau_I = 4$, $\tau_R = 9$, $N_{\text{inf}}(0) = 0,1$.

7.5.2. Efecto de la inmunización

La vacunación es una de las estrategias más efectivas contra la propagación de enfermedades (y aun así muchas enfermedades de transmisión aérea, como el sarampión, persisten de manera endémica a pesar de la vacunación). Una vez que las muchas cuestiones socio-económicas relativas a determinada vacuna, tales como su seguridad, su costo, su eficacia, etc., existe todavía una pregunta importante: ¿qué proporción de la población es necesario vacunar para controlar la enfermedad de la manera más eficaz posible? Ciertamente, la estructura de los contactos sociales debe jugar un rol importante. En redes libres de escala, en las cuales la distribución de grado es muy heterogénea, se ha visto que que la vacunación de los pocos individuos con máxima conectividad produce los mejores resultados [46]. En redes small world la distribución de grado es mucho más homogénea, pero nuevamente una vacunación sesgada hacia los individuos más conectados produce los mejores resultados. Más aún, existe un umbral de inmunización por encima del cual se tiene una

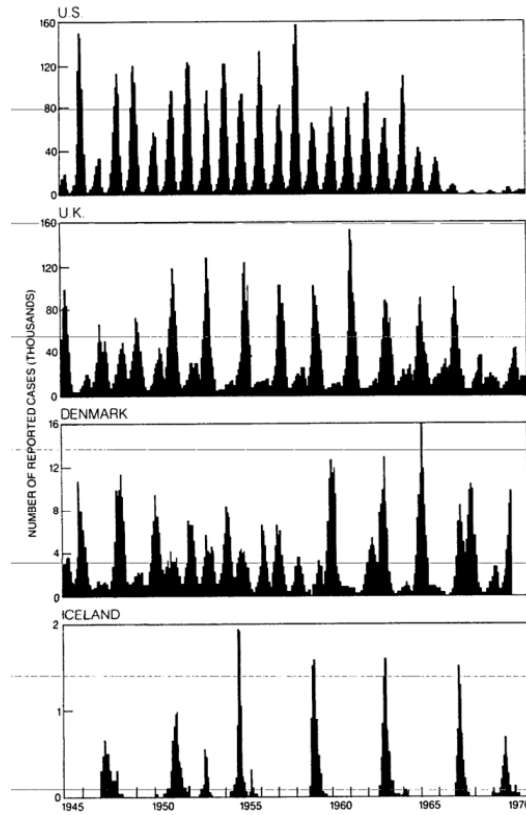


Figura 7.10: Casos de sarampión reportados en cuatro países. De Cliff & Haggett, Sci. Am. **250**, 118 (May 1984).

drástica reducción de la severidad de la epidemia [47].

Modelemos la enfermedad como un sistema SIR , sin transición de regreso al estado susceptible $R \rightarrow S$, considerando que los removidos son permanentemente inmunes. Antes de que comience la evolución, aplicamos inmunización a una fracción ρ de la población, cambiando algunos nodos al estado R , de acuerdo a dos estrategias posibles. En la inmunización *aleatoria* elegimos a los candidatos uniformemente en la población. En la inmunización *sesgada* (*targeted*) elegimos a los individuos con mayor cantidad de links. La condición inicial consiste en un solo individuo infectado.

La evolución de la enfermedad produce la propagación de la fase infectada hasta que una cierta fracción de la población ha sido infectada, mientras que otra permanece susceptible (como el modelo SIR de la sección 7.2). La figura 7.11 muestra la fracción de infectados sobre no inmunizados durante el curso de la epidemia para diferentes niveles de inmunización. Podemos ver que existe una transición a un valor finito de p , para cada nivel de inmuniza-

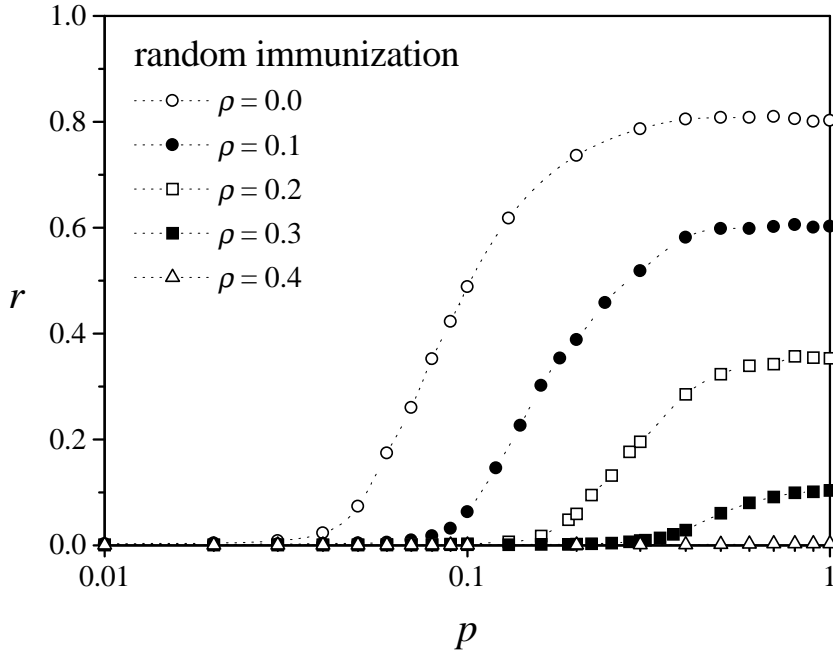


Figura 7.11: Fracción $r = N_R/(1 - \rho)N$ de no vacunados que se infecta durante la epidemia, como función del parámetro de desorden p , para varios niveles de inmunización aleatoria ρ .

ción, por encima del cual resulta afectada una fracción finita de la población. Esta figura corresponde a la inmunización aleatoria, y se obtiene un comportamiento similar para la inmunización sesgada, si bien cualitativamente diferente, como veremos de inmediato.

Vemos también que existe un nivel de inmunización que prácticamente suprime la infección en cualquier red. Vale la pena observar también que el valor crítico de p crece con el nivel de inmunización ρ . Esto significa que, para valores pequeños de desorden en la red, una inmunización baja tiene efectos muy fuertes en el control de la epidemia.

La figura 7.12 muestra una comparación entre las estrategias de inmunización aleatoria y sesgada (a $p = 1$, representativo del nivel máximo de infección). La vacunación sesgada resulta una mejor estrategia. A pesar de este resultado alentador hay que tener en cuenta, sin embargo, que la estrategia sesgada requiere la identificación de los nodos de mayor conectividad, lo cual es costoso en tiempo (de simulación y en la vida real también). La consecuencia práctica importante de este resultado, de todos modos, es que para *ambas* estrategias existe un valor crítico de la inmunización que garantiza que un brote de infección permanecerá localizado y no se propagará en la población. En otras palabras: para una dada población con una cierta

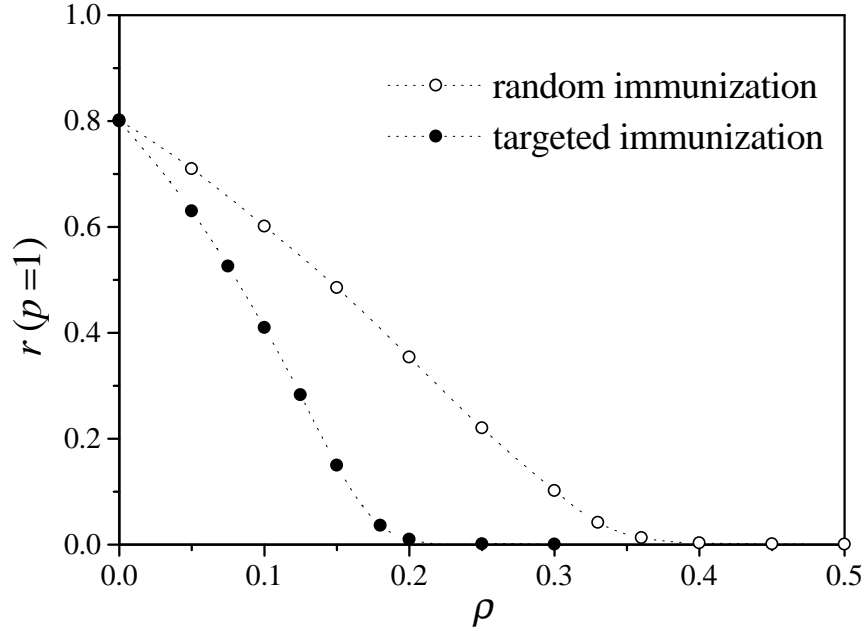


Figura 7.12: Fracción r correspondiente a la aleatoriedad máxima, $p = 1$, como función del nivel de inmunización ρ , para las estrategias aleatoria y sesgada.

estructura small world, cerca de la situación crítica un pequeño aumento en el presupuesto de inmunización puede resultar en una drástica reducción del impacto de la epidemia.

Es interesante observar una similitud con otro fenómeno de propagación en una red social: el rumor. La fracción que permanece susceptible es equivalente a la fracción de población que nunca escucha el rumor, lo cual es un resultado bien conocido en la teoría. Aun en la vida cotidiana seguramente conocemos gente que se queja de que nunca se entera de nada. Este problema ha sido estudiado en [48].

7.5.3. Epidemias en una red libre de escala

¿Qué pasa en una red libre de escala? En [49] se estudia la evolución de un modelo *SIS* en una red libre de escala que muestra el interesante e importante resultado de la *ausencia* de un umbral epidémico. De acuerdo a esto, las redes sin escala (como la WWW y también algunas redes sociales), podrían ser particularmente susceptibles a la propagación de agentes infecciosos. Es

un tema controversial en el cual no existe todavía consenso acerca de cuáles son los fenómenos típicos o relevantes para las situaciones reales.

SIS es el modelo estándar para el análisis de virus informáticos, que es un área naturalmente inspirada en la epidemiología de las infecciones verdaderas. Digamos que a cada paso de tiempo un nodo susceptible se infecta con probabilidad ν si está en contacto con uno a más nodos infectados. Los nodos infectados se curan y vuelven a ser susceptibles a una tasa δ . Es decir: $S \xrightarrow{\nu} I \xrightarrow{\delta} S$. Definamos un parámetro relativo $\lambda = \nu/\delta$ y pongamos $\delta = 1$ en adelante. En redes regulares, así como en grafos random, existe un umbral epidémico λ_c , así como en los modelos de campo medio discutidos anteriormente. Si $\lambda \geq \lambda_c$ la infección se propaga y persiste. Si en cambio $\lambda < \lambda_c$, la infección desaparece exponencialmente.

El análisis de epidemias verdaderas de virus informáticos muestra que la densidad de virus tiende a un nivel muy bajo sin desaparecer, afectando a una pequeñísima fracción de las computadoras. Esto podría ocurrir si *todas* las computadoras tuvieran su λ sintonizado justo un pelito por encima de λ_c ,⁶ lo cual es poco realista de imaginar.

Para modelar este fenómeno, el mecanismo *SIS* fue simulado en una red libre de escala de Barabási-Albert. Inicialmente se infectó la mitad de la red, alcanzándose eventualmente un estado estacionario de densidad infectada ρ . La figura 7.13 muestra el valor medio asintótico de la persistencia de la infección a medida que se reduce λ . No hay umbral: para cada valor finito de λ el virus persiste si la red es suficientemente grande. La razón de esto es la existencia de fluctuaciones no acotadas en la conectividad de las redes libres de escala ($\langle k^2 \rangle = \infty$). Éstas juegan el rol de una conectividad “infinita”, mientras que en cualquier red “normal” cuanto mayor sea la conectividad, menor será el umbral.

Se puede hacer un cálculo de campo medio para describir este resultado, que tiene un valor formativo. Comencemos escribiendo una ecuación de evolución para la densidad de nodos infectados con conectividad k :

$$\frac{\partial \rho_k(t)}{\partial t} = -\rho_k + \lambda k[1 - \rho_k(t)]\Theta(\lambda). \quad (7.53)$$

Aquí, el término de ganancia considera la probabilidad de que un nodo con k links sea saludable ($[1 - \rho_k(t)]$) y se infecte por contagio. La probabilidad de este contagio es proporcional a la tasa de contagio λ , al número de links k , y a la probabilidad de que alguno de estos apunte a un nodo infectado, Θ (por ahora desconocida). El término de pérdida, por su parte, es simplemente proporcional a la densidad de nodos infectados (y con $\delta = 1$). El valor esta-

⁶O podría tratarse de un fenómeno de criticalidad auto-organizada.

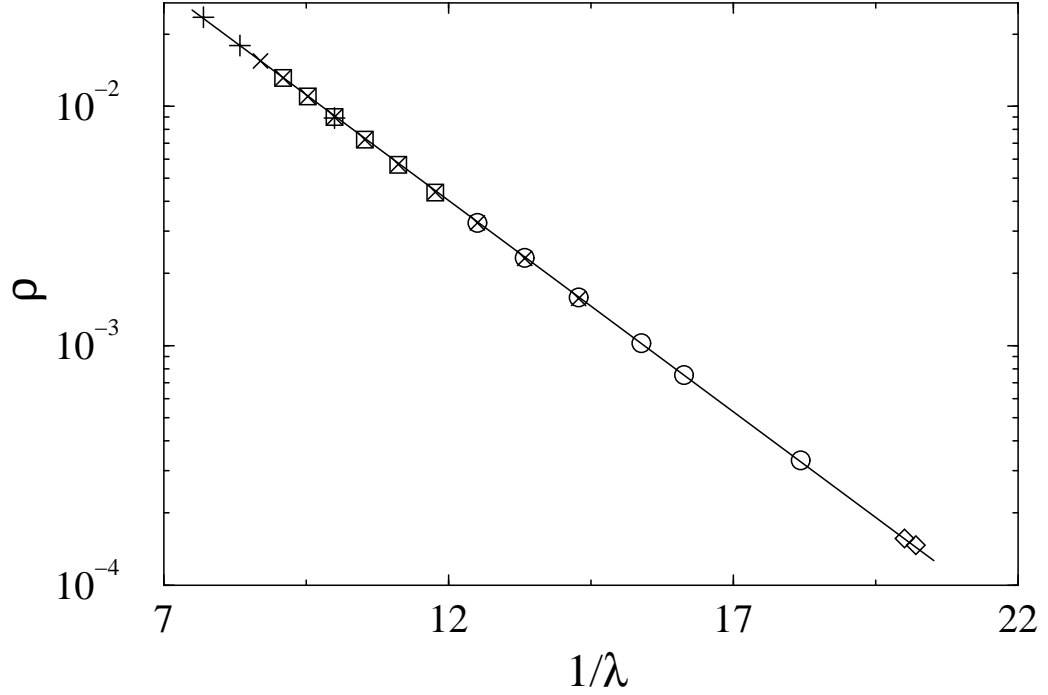


Figura 7.13: Persistencia ρ como función de $1/\lambda$ para diferentes tamaños de red, hasta varios millones de nodos. La línea llena es un ajuste de la forma $\rho \sim \exp(-C/\lambda)$.

cionario de la densidad de estos infectados se encuentra poniendo la derivada temporal igual a cero, con lo cual:

$$\rho_k = \frac{k\lambda\Theta(\lambda)}{1 + k\lambda\Theta(\lambda)}. \quad (7.54)$$

Ahora pasemos a ocuparnos de Θ . La probabilidad de que uno de nuestros links apunte a un nodo infectado con s links es $sP(s)$ (de la regla de conexión preferencial), de modo que:

$$\Theta(\lambda) = \sum_k \frac{kP(k)\rho_k}{\sum_s sP(s)}. \quad (7.55)$$

Las ecuaciones (7.54) y (7.55) permiten el cálculo de ρ_k y Θ . Con esto podemos calcular la densidad media de infectados haciendo

$$\rho = \sum_k P(k)\rho_k \quad (7.56)$$

y usando el valor de $P(k)$ correspondiente al modelo de Barabási-Albert ($P(k) = 2m^2k^{-3}$). Finalmente, tenemos

$$\rho \simeq 2e^{-1/m\lambda} \quad (7.57)$$

que es el comportamiento observado, con ausencia de umbral epidémico, es decir $\lambda_c = 0$. (Se ha dicho que para redes libres de escala con $\gamma > 4$ se recupera el umbral finito, con γ la potencia de la distribución de grado).

Es un resultado portador de malas noticias. Se ha mencionado [46, 50] que la red de contactos sexuales humanos parece ser libre de escala con un exponente entre 2 y 3 (resultado basado en una encuesta de varios miles de personas en Suecia). Ambos hechos, juntos, podrían significar que la reducción de la probabilidad de contagio de una enfermedad de transmisión sexual sería insuficiente para erradicarla. En particular, a falta de una vacuna para el SIDA, el HIV alcanzaría finalmente a toda la red expuesta. Ambos trabajos ofrecen sin embargo alguna luz de optimismo: una inmunización sesgada puede restablecer el umbral. Está claro que atacar a los (pocos) nodos con conectividad extraordinariamente grande en estas redes es la mejor estrategia. Desafortunadamente estos son prácticamente imposibles de rastrear en la vida real. Sin embargo, se muestra que *cualquier* apartamiento de la inmunización uniforme, por pequeño que fuere, es suficiente para restaurar un umbral epidémico $\lambda_c > 0$.

Capítulo 8

Formación de estructuras espaciales

Ya hemos visto que la interacción entre mecanismos de reacción y de difusión es capaz de producir fenómenos espacialmente interesantes, tales como la propagación de ondas viajeras. Existen también sistemas en los cuales el balance entre ambos mecanismos es capaz de producir la formación espontánea de estructuras espaciales estacionarias. Tratándose de sistemas difusivos, y considerando que la difusión es un fenómeno de transporte que tiende a esfumar y hacer desaparecer las diferencias espaciales, es un poco sorprendente que algo así pueda ocurrir. En este capítulo exploraremos este tipo de mecanismos.

Existen muchas situaciones biológicas en las cuales la formación de una estructura estacionaria es importante. Particularmente relevante es la formación de patrones y formas en el reino animal. En general, las formas de los organismos, así como los diseños de sus pieles, están anclados en la embriología. En el embrión en desarrollo se produce una diversificación ordenada de las células, que conduce a la formación de tejidos y estructuras espacialmente organizados. Si bien los detalles de estos fenómenos están determinados genéticamente, los mecanismos mediante los cuales se manifiestan son macroscópicos, involucrando la formación de gradientes de sustancias morfogénicas, difusión, migración, sin olvidar aspectos mecánicos de la interacción entre células. Pero no sólo en el embrión en desarrollo se observan tales fenómenos. Las colonias de *Dictyostelium discoideum* (un moho mucilaginoso amebiano), por ejemplo, tienen un ciclo vital en el que los miembros de la colonia (por lo demás, amebas indistinguibles) se organizan formando rudimentarios “tejidos”. Patrones en poblaciones y sistemas ecológicos también los presentan, así como numerosos sistemas físicos y físico-químicos. Se trata realmente de un fenómeno que atraviesa numerosas áreas de la ciencia.

Alan Turing (1952) propuso que un fenómeno de reacción-difusión es capaz de generar estructuras espaciales espontáneamente, y que este mecanismo podría ser capaz de explicar la organización y diferenciación celular que ocurre durante la morfogénesis, en el embrión de los organismos.

El modelo consiste en una cierta cantidad de sustancias químicas, los *morfógenos*, cuyas concentraciones obedecen ecuaciones de reacción-difusión:

$$\frac{\partial \vec{c}}{\partial t} = \vec{f}(\vec{c}) + D \nabla^2 \vec{c}. \quad (8.1)$$

Para dos sustancias, tenemos:

$$\frac{\partial A}{\partial t} = F(A, B) + D_A \nabla^2 A, \quad (8.2)$$

$$\frac{\partial B}{\partial t} = G(A, B) + D_B \nabla^2 B. \quad (8.3)$$

Decía Turing que si, en ausencia de la difusión, A y B tienden a un equilibrio estable (homogéneo) entonces, bajo ciertas condiciones, una solución heterogénea puede formarse si $D_A \neq D_B$. El fenómeno se conoce como bifurcación de Turing, o mecanismo de Turing. Como decíamos, es un resultado anti-intuitivo, ya que la difusión tiende a uniformizar las concentraciones y destruir las correlaciones espaciales. Por ejemplo, podríamos tener un sistema de tipo activador-inhibidor como el esquematizado en la figura ???. Imaginemos que en una región del espacio hay un exceso de A , de manera que la autocatálisis hace que se dispare la producción de A . Éste, a su vez produce a su propio inhibidor, B , que tendería a mitigar el aumento de A . Debido a la difusión de A , la región con exceso de A tiende a crecer, como está representado en la figura. Pero si B difunde más rápido que A , el inhibidor llega más lejos y puede llegar a contener espacialmente al activador. Si las condiciones son adecuadas, se forma una estructura estacionaria de activación e inhibición. Un mecanismo de este tipo funciona en la retina, donde los fotorreceptores tienen activación local pero inhibición lateral. Este hecho hace posible la ilusión óptica que se muestra en la figura, debido a que las neuronas que reciben luz de las intersecciones blancas reciben también más inhibición lateral que las iluminadas por las calles. Por esta razón las intersecciones parecen más oscuras que las calles.

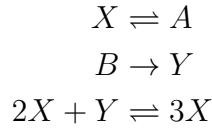
Un sistema de este tipo tiene una *inestabilidad producida por difusión* (*diffusion-driven*) si el estado estacionario homogéneo es estable ante perturbaciones homogéneas, pero es inestables ante pequeñas perturbaciones no homogéneas si la difusión está presente.

Referencias: [1], [51], [52], [53].

8.1. Bifurcación de Turing

Uno de los modelos más sencillos que presenta el mecanismo es un modelo químicamente plausible de un oscilador de dos especies, debido a Schnackenberg (1979). No nos interesa por su interpretación, sino para ilustrar el análisis y las propiedades del fenómeno. En la sección siguiente hacemos un análisis algo más general.

El modelo consiste en una reacción trimolecular entre dos sustancias:



para la cual podemos escribir el siguiente modelo de reacción-difusión:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = a - u + u^2v + D_X \nabla^2 u, \quad (8.4)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = b - u^2v + D_Y \nabla^2 v, \quad (8.5)$$

donde hemos designado a las concentraciones $[X] = u$, $[Y] = v$, etc. Las variables son u y v , mientras que las concentraciones de A y B son parámetros del sistema. Podemos reescalar y adimensionalizar convenientemente el sistema introduciendo un tamaño característico L y haciendo: $t' = D_X t / L^2$ y $x'_i = x_i / L$. En adelante dejamos de lado las primas en las variables para simplificar la notación. (L^2 / D_X es el *tiempo de difusión*.) Entonces, dividiendo por D_X y multiplicando por L^2 obtenemos:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \gamma(a - u + u^2v) + \nabla^2 u, \quad (8.6)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \gamma(b - u^2v) + d \nabla^2 v, \quad (8.7)$$

donde hemos definido $d = D_Y / D_X$, que mide la relación de la difusividad de Y respecto de la de X , y $\gamma = L^2 / D_X$, que es, por un lado, proporcional al *tamaño* del sistema, y por otro mide la intensidad relativa del término de reacción respecto de la difusión (porque aparece en los dos términos de reacción). Depende, además, inversamente en la difusividad de X .

Es decir, en general, el sistema es de la forma:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \gamma f(u, v) + \nabla^2 u, \quad (8.8)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \gamma g(u, v) + d \nabla^2 v, \quad (8.9)$$

El equilibrio de este sistema se encuentra fácilmente:

$$f = a - u - u^2v = 0, \quad (8.10)$$

$$g = b - u^2v = 0, \quad (8.11)$$

$$\Rightarrow u^2v = b \Rightarrow a - u + b = 0 \Rightarrow \boxed{u^* = a + b} \quad (8.12)$$

Para continuar con el análisis lineal calculamos las derivadas de f y g :

$$\begin{aligned} f_u &= -1 + 2uv = -1 + 2(a+b)\frac{b}{(a+b)^2} = \frac{2b}{a+b} - 1 \\ &= \frac{2b - a - b}{a+b} = \frac{b-a}{a+b} \end{aligned} \quad (8.13)$$

$$f_v = u^2 = (a+b)^2 > 0 \quad (8.14)$$

$$g_u = -2uv = -\frac{2(a+b)b}{(a+b)^2} = -\frac{2b}{a+b} \quad (8.15)$$

$$g_v = -u^2 = -(a+b)^2 < 0 \quad (8.16)$$

con lo cual podemos calcular el determinante del Jacobiano:

$$\begin{aligned} \Rightarrow \det J &= f_u g_v - f_v g_u = -\frac{b-a}{a+b}(a+b)^2 + (a+b)^2 \frac{2b}{a+b} \\ &= 2b(a+b) - (b-a)(a+b) = (a+b)(2b - b + a) \\ &= \boxed{(a+b)^2 > 0} \Rightarrow \text{espiral o nodo.} \end{aligned} \quad (8.17)$$

Por otro lado, observando las nulclinas en torno al equilibrio en el espacio de fases (o analizando en detalle las derivadas), podemos concluir que las derivadas f_u y g_v son de distinto signo, con lo cual, por (8.16), tenemos que $f_v > 0$, es decir $\boxed{b > a}$. (Ejercicio: ¿Qué pasa si $f_u < 0$?)

Entonces, ya tenemos que el equilibrio es una espiral o un nodo. ¿Es estable? Para que lo sea, necesitamos que $\text{tr} J = f_u + g_v < 0$, es decir:

$$f_u + g_v = \frac{b-a}{a+b} - (a+b)^2 = \frac{b-a-(a+b)^3}{a+b} < 0. \quad (8.18)$$

Y juntando esto con $b > a$ que obtuvimos antes, tenemos:

$$\boxed{0 < b - a < (a+b)^3}. \quad (8.19)$$

En resumen, tenemos una región en el espacio de parámetros donde el equilibrio homogéneo es estable ante perturbaciones homogéneas, dado por las relaciones (8.17) y (8.19).

Planteamos entonces ahora la solución del problema extendido linealizado. Se pueden separar variables, de manera que la solución que proponemos tiene la forma de una superposición de modos espaciales (por ser lineal) donde cada término es un producto de una función temporal y espacial (por ser separable). La función espacial tiene que satisfacer las condiciones de borde adecuadas (además de la ecuación). Es decir, para el problema lineal (de 2 componentes):

$$\frac{\partial w(x, t)}{\partial t} = \gamma Jw + D\nabla^2 w \quad (8.20)$$

donde w es un vectorcito de dos componentes (u y v), J el Jacobiano y D la matriz reducida de difusión, proponemos:

$$w(x, t) = \sum_k c_k e^{\lambda t} W_k(x), \quad (8.21)$$

donde W_k son autofunciones de ∇^2 con condiciones de borde adecuadas (soluciones de $\nabla^2 W + k^2 W = 0$).

Reemplazando esta solución en el problema lineal tenemos, para cada modo k :

$$\lambda W_k = \gamma J W_k + D \nabla^2 W_k = \gamma J W_k - D k^2 W_k \quad (8.22)$$

$$\Rightarrow (\lambda I - \gamma J + D k^2) W_k = 0, \quad (8.23)$$

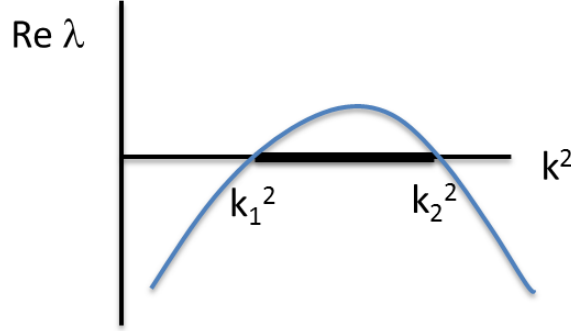
y como queremos soluciones no triviales ($W_k \neq 0$):

$$\det (\lambda I - \gamma J + D k^2) = 0 \quad (8.24)$$

$$\Rightarrow \lambda^2 + \underbrace{\lambda[k^2(1+d) - \gamma(f_u + g_v)]}_{\beta(k^2)} + h(k^2) = 0. \quad (8.25)$$

(Ya nos ocuparemos de h en seguida.) Para el modo *homogéneo* $k = 0$ ya hemos impuesto la condición de estabilidad. Ahora queremos que el estado esa *inestable* para *algún* $k \neq 0$, es decir que $\text{Re } \lambda > 0$ para algún $k \neq 0$:

$$\lambda(k^2) = -\frac{\beta}{2} \pm \sqrt{\frac{\beta^2}{4} - h} > 0 \iff \begin{cases} \beta < 0 & (\text{con } +\sqrt{\text{ da } > 0}), \\ h < 0 & (\sqrt{\text{ da } > b/2 \text{ y } +\sqrt{\text{ da } > 0}). \end{cases} \quad (8.26)$$



Pero $k^2(1+d) > 0 \forall k \neq 0$, y $f_u + g_v < 0$ (ver arriba), con lo que $b = k^2(1+d) - \gamma(f_u + g_v) > 0$. Entonces necesitamos que $h(k^2) < 0$ para algún k . Es decir (ahora ponemos la forma explícita de h):

$$h(k^2) = dk^4 - \gamma(df_u + g_v)k^2 + \gamma^2 \det J < 0. \quad (8.27)$$

Como $dk^4 > 0$ y $\det J > 0$ (del análisis lineal), necesitamos que $df_u + g_v > 0$. Entonces:

$$df_u + g_v > 0 \Rightarrow d \frac{b-a}{a+b} - (a+b)^2 > 0 \Rightarrow \boxed{d(b-a) > (a+b)^3}. \quad (8.28)$$

Pero además el término en k^2 (de (8.27)) debe ser *lo suficientemente negativo* para que $h < 0$. Como $h(k^2)$ es una parábola cóncava, podemos imponer que su mínimo sea negativo, obteniendo:

$$(df_u + g_v)^2 > 4d \det J \quad (8.29)$$

$$\Rightarrow \boxed{[d(b-a) - (a+b)^3]^2 > 4d(a+b)^4}. \quad (8.30)$$

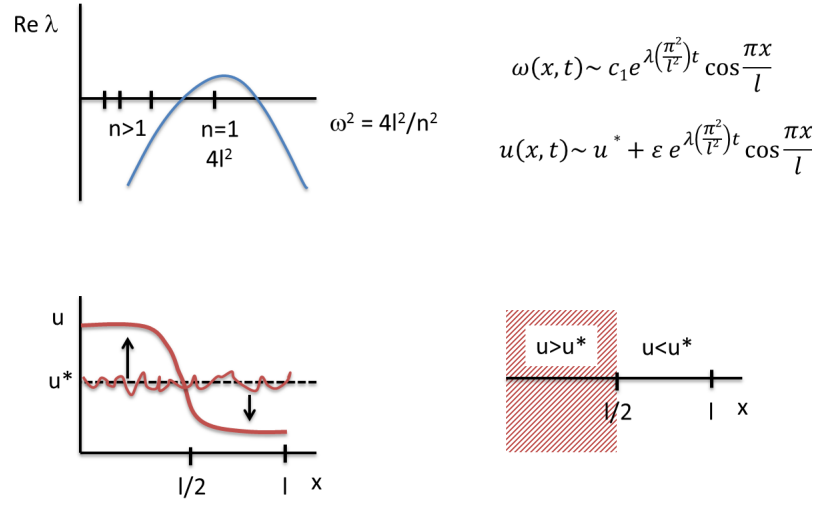
Las condiciones (8.17), (8.19), (8.28) y (8.30) definen un dominio en el *espacio de Turing* (a, b, d) dentro del cual *ciertas* perturbaciones espaciales alrededor del equilibrio homogéneo son inestables. ¿Cuáles? Las que tengan determinado k , determinado número de onda, que podemos determinar. Con la forma de $\lambda(k^2)$ la situación es del tipo

Este rango donde λ es positivo se puede calcular, obteniéndose una expresión de la forma:

$$\gamma F(a, b, d) = k_1^2 \leq k^2 \leq k_2^2 = \gamma G(a, b, d) \quad (8.31)$$

Volvamos al problema de autovalores, e impongamos condiciones de borde razonables para tener alguna solución explícita. Digamos que el flujo es nulo hacia fuera de un dominio 1D de tamaño l :

$$W_{xx} + k^2 W = 0, \quad x \in [0, l], \quad W_x = 0 \text{ para } x = 0 \text{ y } x = l \quad (8.32)$$



$$\Rightarrow W_n(x) = A_n \cos\left(\frac{n\pi x}{l}\right), \quad n = \pm 1, \pm 2, \dots \quad (8.33)$$

con autovalores $k = \frac{n\pi}{l}$. (Recuérdese que W tiene dos componentes, de modo que A también.) Vemos entonces que el k más pequeño es el que corresponde a $n = 1$. Por la forma que tiene (8.32), entonces, *si γ es suficientemente pequeño* no hay ningún k disponible en el rango, y ningún modo es inestable. Todos los modos en $w = \sum_k$ tienden a cero exponencialmente y el estado homogéneo es estable. Esto muestra la importancia de la *escala* cuantificada por γ .

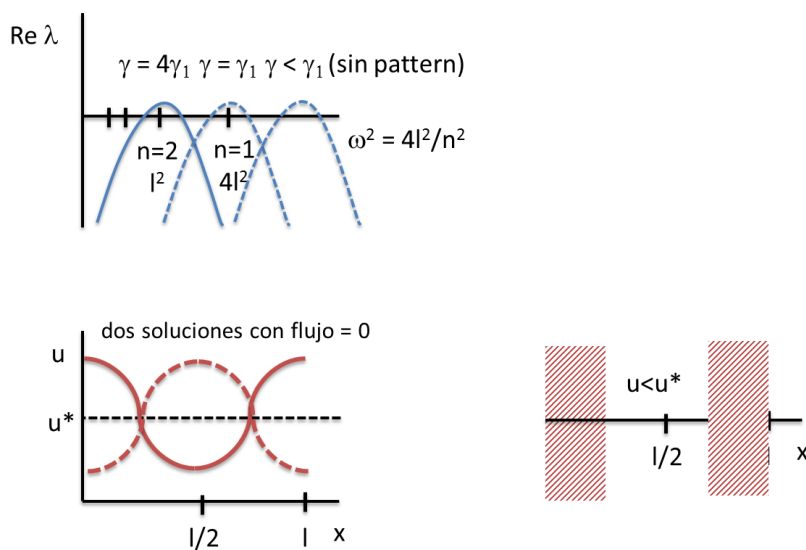
La solución espacialmente heterogénea que surge de esta inestabilidad es:

$$w(x, t) = \sum_{n_1}^{n_2} c_n e^{\lambda\left(\frac{n^2\pi^2}{l^2}\right)t} \cos \frac{n\pi x}{l}, \quad (8.34)$$

sumando sobre los modos inestables. Los c_n son constantes, obtenidas de un desarrollo de Fourier de la condición inicial de la perturbación o fluctuación. Por la estocasticidad de cualquier situación plausible, todos los modos de Fourier están presentes inicialmente, así que todas las $c_n \neq 0$. Pero sólo algunas van acompañadas de exponenciales crecientes.

Por ejemplo, supongamos que γ es tal que sólo $n = 1$ “cabe” en el dominio de modos inestables.

Supongamos que se duplica el tamaño del dominio espacial. Esto equivale a multiplicar γ por 4 (ya que $\gamma \sim L^2$), o a conservar el mismo γ y duplicar el dominio de la figura (agrandando γ , luego agrando k , achico ω). En la relación de dispersión, ahora el único modo excitado resulta ser el de $n = 2$:



8.2. Bifurcación de Turing: tratamiento general

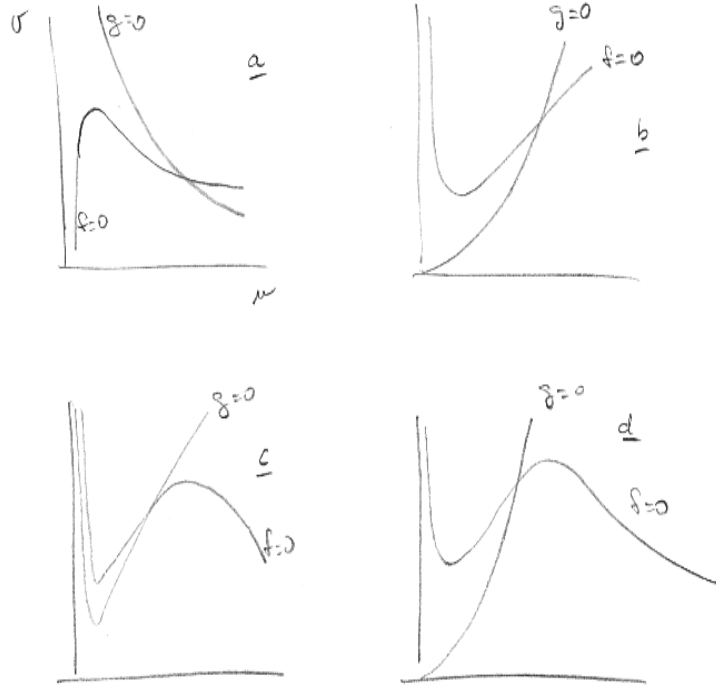
Convenientemente adimensionalizados y reescalados, los sistemas RD de dos componentes pueden escribirse como:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \gamma f(u, v) + \nabla^2 u, \quad (8.35)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \gamma g(u, v) + d \nabla^2 v, \quad (8.36)$$

donde $d = D_B/D_A$ y γ pueden interpretarse como una intensidad relativa de las reacciones, o de otras maneras.

Nulclinas típicas son:



Las intersecciones en b, c, y d son de un tipo distinto que en a.

8.3. Estabilidad lineal y condiciones iniciales

Complementemos el sistema con condiciones iniciales: $u(\vec{r}, 0)$, $v(\vec{r}, 0)$, y con condiciones de borde de flujo cero, representando un sistema aislado de su entorno: $(\vec{n} \cdot \nabla)(u, v) = 0$, para $\vec{r} \in \partial$ dominio.

El estado homogéneo relevante es la solución positiva de:

$$\left. \begin{array}{l} f(u, v) = 0 \\ g(u, v) = 0 \end{array} \right\} \Rightarrow (u_0, v_0). \quad (8.37)$$

Queremos que este estado sea estable, para que la inestabilidad que encontremos sea puramente debida a la difusión. Planteamos una perturbación homogénea:

$$\vec{w} = \begin{pmatrix} u - u_0 \\ v - v_0 \end{pmatrix} \quad (8.38)$$

de modo que su evolución en la proximidad del equilibrio homogéneo es:

$$\frac{d\vec{w}}{dt} = \gamma A \vec{w}, \quad \text{con } A = \begin{pmatrix} \partial f / \partial u & \partial f / \partial v \\ \partial g / \partial u & \partial g / \partial v \end{pmatrix}_{(u_0, v_0)}. \quad (8.39)$$

Buscamos sus soluciones de la forma $\vec{w} \propto e^{\lambda t}$ y tenemos que los autovalores λ son las soluciones del polinomio característico:

$$\det(\gamma A - \lambda I) = 0 \quad (8.40)$$

$$\Rightarrow \lambda^2 - \gamma(f_u + g + v)\lambda + \gamma^2(f_u g_v - f_v g_u) = 0 \quad (8.41)$$

$$\lambda^2 - \gamma \operatorname{tr} A + \gamma^2 \det A = 0 \quad (8.42)$$

$$\Rightarrow \lambda_{\pm} = \frac{1}{2}\gamma \left[\operatorname{tr} A \pm \sqrt{(\operatorname{tr} A)^2 - 4\det A} \right]. \quad (8.43)$$

La estabilidad lineal de (u_0, v_0) , $\operatorname{Re} \lambda < 0$, ocurre si:

$$\begin{cases} \operatorname{tr} A = f_u + g_v < 0 \\ \det A = f_u g_v - f_v g_u > 0 \end{cases} \quad (8.44)$$

que imponen restricciones sobre los parámetros de la parte reactiva.

Ahora consideremos una perturbación de (u_0, v_0) con dependencia espacial. Su evolución linealizada es

$$\frac{\partial \vec{w}}{\partial t} = \gamma A \vec{w} + D \nabla^2 \vec{w}, \quad \text{con } D = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & d \end{pmatrix}. \quad (8.45)$$

Se pueden separar variables, y considerar primero soluciones independientes del tiempo del problema espacial sujeto a las condiciones de contorno:

$$\nabla^2 \vec{W} + k^2 \vec{W} = 0 \quad (8.46)$$

$$(\vec{n} \cdot \vec{\nabla}) \vec{W} = 0 \quad r \in \nabla \text{dominio} \quad (8.47)$$

Por ejemplo, en una dimensión con flujo cero en los extremos de $[0, a]$:

$$W \propto \cos\left(\frac{n\pi}{a}x\right) \quad (8.48)$$

con el autovalor $k = n\pi/a = \text{número de onda}$.

Las soluciones dependientes del tiempo son superposiciones de las soluciones espaciales permitidas (que son discretas si el dominio es finito):

$$\vec{w}(\vec{r}, t) = \sum_k c_k e^{\lambda t} \vec{W}_k(\vec{r}), \quad (8.49)$$

donde los coeficientes c_k se obtienen desarrollando en serie las condiciones iniciales.

Para analizar la estabilidad ponemos esta solución en la ecuación:

$$\lambda \vec{W}_k = \gamma A \vec{W}_k + D \nabla^2 \vec{W}_k \quad (8.50)$$

$$= \gamma A \vec{W}_k - D k^2 \vec{W}_k. \quad (8.51)$$

Soluciones no triviales de ésta requieren:

$$\det(\lambda I - \gamma A + Dk^2) = 0 \quad (8.52)$$

$$\Rightarrow \lambda^2 + \lambda[k^2(1+d) - \gamma \text{tr}A] + h(k^2) = 0 \quad (8.53)$$

con $h(k^2) = dk^4 - \gamma(df_u + g_v)k^2 + \gamma^2 \det A$.

Para que (u_0, v_0) sea estable frente a perturbaciones arbitrarias, se requiere entonces que ambas soluciones de la Ec. (8.53) tengan $\text{Re}\lambda < 0$ para algún $k \neq 0$ (para $k = 0$ es la estabilidad de la solución homogénea).

Esto sólo puede pasar si:

1. El coeficiente de λ en (8.53) es negativo.

o:

2. $h(k^2) < 0$ para algún $k \neq 0$.

Por la estabilidad del estado homogéneo, tenemos que $\text{tr}A < 0$, y $k^2(1+d) > 0$ siempre, así que:

$$\text{coeficiente de } \lambda = k^2(1+d) - \gamma \text{tr}A > 0. \quad (8.54)$$

entonces, la única manera en que $\text{Re}\lambda(k^2) > 0$ es que $h(k^2) < 0$ para algún k :

$$h(k^2) = dk^4 - \gamma(df_u + g_v)k^2 + \gamma^2 \det A < 0 \quad (8.55)$$

y como la estabilidad del estado homogéneo requiere que $\det A > 0$, el coeficiente de k^2 tiene que ser negativo, es decir:

$$df_u + g_v > 0. \quad (8.56)$$

Junto con $\text{tr}A = f_u + g_v < 0$, esto requiere

$$\boxed{d \neq 1} \quad (\text{y } f_u \text{ y } g_v \text{ con distintos signos}). \quad (8.57)$$

Esta es una condición necesaria pero insuficiente para $\text{Re}\lambda > 0$. Queremos además que $h(k^2) < 0$ para algún k , de modo que busquemos el mínimo de $h(k^2)$:

$$h_{min} = \gamma^2 \left[\det A - \frac{(df_u + g_v)^2}{4d} \right] < 0, \quad (8.58)$$

$$k_m^2 = \gamma \frac{df_u g_v}{2d}. \quad (8.59)$$

Así que la condición $h(k^2) < 0$ es:

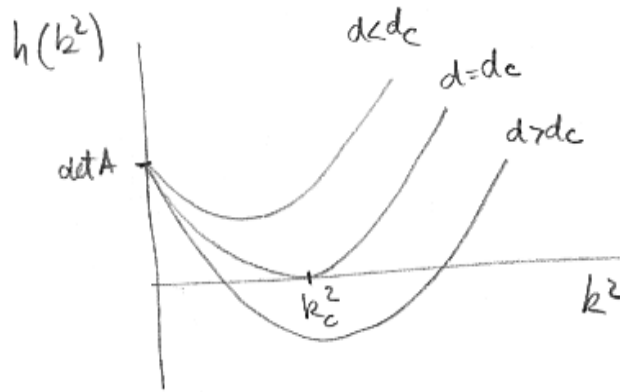
$$\frac{(df_u + g_v)^2}{4d} > \det A. \quad (8.60)$$

La condición marginal, con $h_{min} = 0$, puede analizarse en función del coeficiente de difusión (para un coeficiente de reacción fijo):

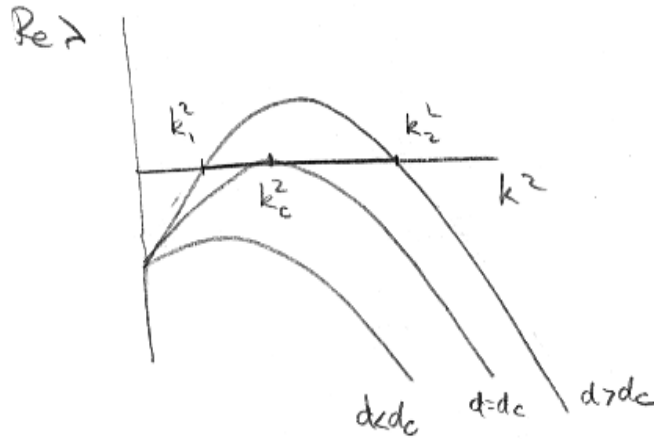
$$d_c^2 f_u^2 + 2(2f_v g_u - f_u g_v) d_c + g_v^2 = 0. \quad (8.61)$$

esto da un número de onda crítico:

$$k_c^2 = \gamma \frac{d_c f_u + g_v}{2d_c} = \gamma \sqrt{\frac{\det A}{d_c}} = \gamma \sqrt{\frac{f_u g_v - f_v g_u}{d_c}}. \quad (8.62)$$



La función $\lambda = \lambda(k^2)$ se llama *relación de dispersión* y típicamente tiene la forma:



Dentro del rango inestable, se puede ver que $\lambda(k^2)$ tiene un máximo, que corresponde a un *modo* de crecimiento máximo en $\vec{w}(\vec{r}, t)$:

$$\vec{w}(\vec{r}, t) \sim \sum_{k_1}^{k_2} c_k e^{\lambda(k^2)t} \vec{W}_k(\vec{r}) \quad (8.63)$$

a t grande. La parte no lineal de f y de g , eventualmente, se encargan de acotar el crecimiento exponencial de esta solución.

8.4. Inestabilidad inducida por el tamaño

En general, si γ no es muy grande, un sistema con condiciones de flujo cero no puede desarrollar estructuras espaciales. Pero una condición de borde diferente puede ser más interesante en algunos problemas, en particular si el sistema no está aislado. Consideremos un modelo en una dimensión:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad (8.64)$$

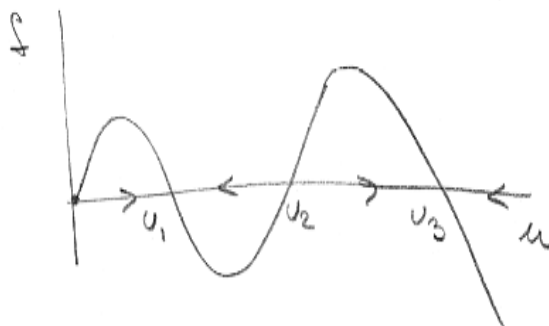
con condiciones de borde nulas:

$$u(0, t) = 0 \quad (8.65)$$

$$u(L, t) = 0 \quad (8.66)$$

$$u(x, 0) = u_0(x), \quad (8.67)$$

con



que es un modelo ecológico donde hay dos equilibrios homogéneos estables, uno chico y uno grande, separados por uno inestable.

Pensemos primero sólo en la parte izquierda de este sistema, es decir que f tenga sólo el 0 y u_1 como equilibrios (por ejemplo, con f correspondiente al modelo logístico).

En el sistema homogéneo, $u = 0$ es inestable y $u = u_1$ es estable, así que la solución tiende a u_1 . En el sistema extendido, entonces, si empezamos con un poquito de u , excepto en los bordes donde $u = 0$, $u(x, t)$ tratará de crecer. En los bordes, donde $\partial u / \partial x \neq 0$, tenemos pérdida de u . Así que compiten dos efectos: crecimiento adentro y pérdida por los bordes.

Linealizamos alrededor de $u = 0$:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f'(0)u + F \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad (8.68)$$

$$u(0, t) = u(L, t) = 0, \quad u(x, 0) = u_0(x). \quad (8.69)$$

Proponemos soluciones:

$$u(x, t) = \sum_n a_n e^{\lambda t} \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right) \quad (8.70)$$

que satisfacen las condiciones de borde,

$$\Rightarrow \lambda u = f'(0)u - D \left(\frac{n\pi}{L}\right)^2 u, \quad (8.71)$$

$$\Rightarrow \lambda = f'(0) - D \left(\frac{n\pi}{L}\right)^2. \quad (8.72)$$

El modo dominante es el de λ más grande $\Rightarrow n$ más chico $\Rightarrow n = 1$ ya que

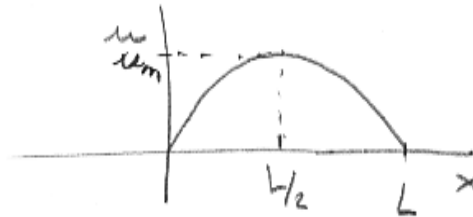
$$e^{\lambda_n t} < e^{\lambda_1 t} \quad \forall n \geq 2. \quad (8.73)$$

Así que si éste tiende a cero, los demás también lo hacen. La condición de estabilidad lineal de $u = 0$ entonces es:

$$f'(0) - D \left(\frac{n\pi}{L}\right)^2 < 0 \Rightarrow L < L_c = \pi \sqrt{\frac{D}{f'(0)}}. \quad (8.74)$$

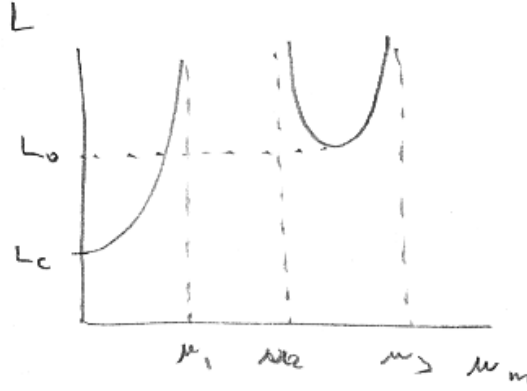
si el tamaño del sistema es menor que este tamaño crítico, $u \rightarrow 0$ en todo el sistema, ninguna estructura aparece, y el estado $u = 0$ resulta “estabilizado” por la difusión. Cuanto más grande D , más grande L_c , ya que D se lleva a u por los bordes.

Si el tamaño $L > L_c$, se forma una estructura del tipo



que satura por no linealidades.

En el sistema con más equilibrios, aparece un nuevo tamaño crítico L_0 , que podemos ver en el gráfico de $Lvsu_m$:



Para $L > L_0$ existe más de una solución, típicamente dos estables, una más estable que la otra, y una inestable.

Si uno quiere controlar una plaga, por ejemplo, para que se estabilice en la solución menor, basta definir dominios de un tamaño $L > L_c$ y $L < L_0$, donde se la extinga. Así se evita aparición de brotes sin malgastar (o abusar) del recurso de extinción (veneno, por ejemplo).

La solución (completa, no lineal) estacionaria es:

$$\frac{\partial U}{\partial t} = 0 = f(U) + D \frac{d^2 U}{dx^2}, \quad (8.75)$$

$$\Rightarrow D\ddot{U} + f(U) = 0 \quad \text{análogo mecánico} \quad (8.76)$$

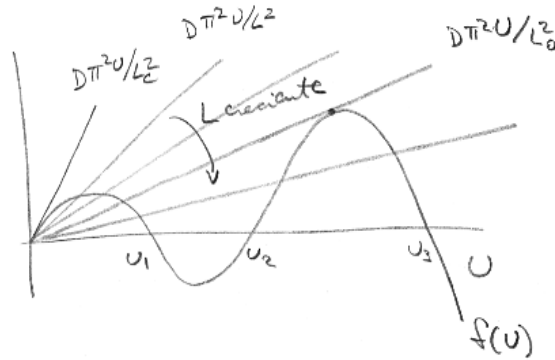
Cambiando $x \rightarrow x/L \Rightarrow D\ddot{U} + L^2 f(U) = 0$, $U(0) = U(1) = 0$. La solución es parecida a un $\sin \pi x$, de modo que

$$\ddot{U} \approx -\pi^2 U, \quad (8.77)$$

$$\Rightarrow -D\pi^2 U + L^2 f(U) \approx 0, \quad (8.78)$$

$$\Rightarrow \frac{D\pi^2}{L^2} U \approx f(U). \quad (8.79)$$

Así que un valor aproximado de L_0 se obtiene gráficamente:



8.5. Manchas en la piel de los animales

La aplicación de las ideas de Turing en problemas reales es difícil debido a la dificultad de identificar a los morfógenos. En particular, el problema de la piel de los mamíferos no está del todo determinado. Hay una linda presentación en un artículo de Murray en Scientific American [51].

Aparentemente, si bien la coloración ocurre en la etapa final del desarrollo embrionario, refleja una pre-estructura formada antes. Para crear los dibujos unas células, los melanoblastos, migran por la superficie y se convierten en melanocitos, células especializadas en producir un pigmento. La producción del pigmento (melanina) depende de la existencia de una sustancia que aún no se conoce.

Puesto que el mecanismo exacto no se conoce, y que el fenómeno es bastante universal, se puede estudiar un modelo como:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \gamma f(u, v) + \nabla^2 u, \quad (8.80)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \gamma g(u, v) + d \nabla^2 v, \quad (8.81)$$

$$f(u, v) = a - u - h(u, v), \quad (8.82)$$

$$g(u, v) = \alpha(b - v) - h(u, v), \quad (8.83)$$

$$h(u, v) = \frac{\rho uv}{1 + u + Ku^2}, \quad (8.84)$$

siempre que la células sean pequeñas comparadas con la “mancha.” En el caso del leopardo, hay unas 100 células de 0,5 mm en el momento en que se establece el patrón de una mancha.

El dominio, en este caso, debe ser una superficie con condiciones periódicas. Por ejemplo, las manchas de las colas y de las patas pueden resolverse

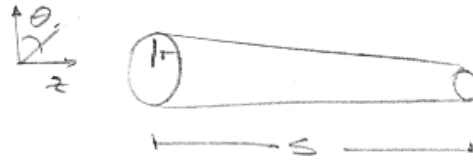
en geometrías tipo cono truncado. Las soluciones en estas geometrías son:

$$\sum_{n,m} c_{n,m} e^{\lambda(k^2)t} \cos(n\theta) \cos\left(\frac{m\pi}{s}z\right), \quad (8.85)$$

con

$$k^2 = \frac{n^2}{r^2} + \frac{m^2\pi^2}{s^2} \quad (8.86)$$

donde s es la longitud y r el radio.



$$\gamma \propto k_1^2 < k^2 = \frac{n^2}{r^2} + \frac{m^2\pi^2}{s^2} < k_2^2 \propto \gamma. \quad (8.87)$$

Si r es muy chico, todos los modos azimutales con $n = 1, 2, \dots$ caen fuera del rango, y sólo los patrones con $n = 0$ y $m \neq 0$ aparecen:



Si el cilindro es más grande, son posibles patrones verdaderamente bidimensionales:



Si el cono se afina mucho, la parte más fina será cuasi-unidimensional y la ancha bidimensional:

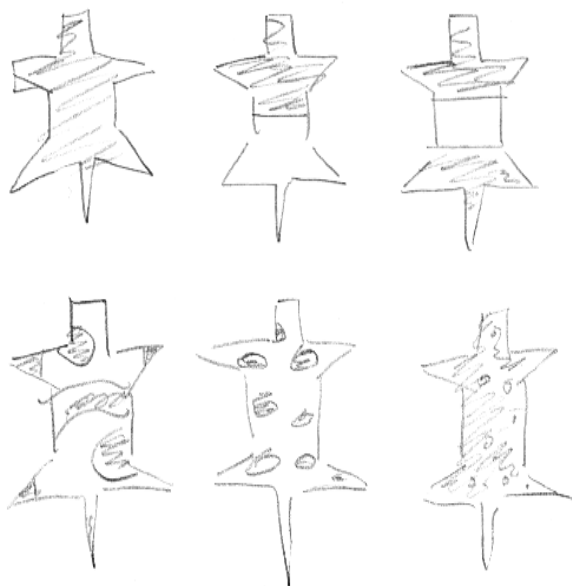


Esta restricción geométrica efectivamente se cumple en los embriones de: Leopardo (*Panthera pardus*): transición (cono cerrado, manchas casi hasta la punta).

Chita, jaguar (*Panthera onca*): transición más suave.

Genet (*Genetta genetta*): unidimensional (cilindro finito).

Cuando se usa el modelo en una geometría correspondiente a un animal completo en la que sólo se hace variar la escala, se ve una variedad interesante de coloraciones:



Para tamaño chico, ningún patrón se forma (como en el caso estudiado). Los animales muy chicos tienden efectivamente a ser de un solo color.

Animales muy grandes, en los cuales se forman patrones con n y m grandes, también resulta de pelaje uniforme, debido a que la estructura espacial es muy fina. La mayor parte de los animales grandes, también, son de un solo color.

Son interesantes la primera y la segunda bifurcaciones, de las que también hay ejemplos conocidos (una cabra de Valais, un oso hormiguero).

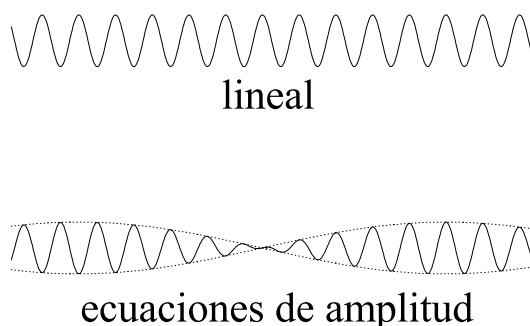
Animales intermedios tienen distintas manchas. Es destacable que, para un dado conjunto de parámetros, geometría y escala, el dibujo final depende de las condiciones iniciales, siendo sólo cualitativamente similar. Esto también se corresponde con la realidad.

Asimismo, en animales domésticos, en los que la coloración puede cumplir un rol distinto del de la supervivencia, o ninguno en absoluto, es de esperar que el patrón no se forme a un tamaño exacto del embrión, habiendo entonces más variedad.

Como no existe ningún modelo completamente satisfactorio de la formación de las manchas, estos modelos de reacción-difusión sirven, al menos, para imaginar que existe un mecanismo único que explique la diversidad de los patrones de la piel.

8.6. Ecuaciones de amplitud

Hemos visto que a través de una bifurcación del estado homogéneo algunos sistemas extendidos espacialmente pueden formar patrones espaciales. El análisis lineal provee la descripción básica del fenómeno. Veremos ahora una descripción *débilmente no lineal* que tiene validez no muy lejos del equilibrio. Se trata de un desarrollo perturbativo, que aprovecha un ingrediente fundamental que ocurre cerca de la bifurcación: una separación de distintas escalas, tanto espaciales como temporales. La estructura periódica gobernada por la dinámica lineal constituye una escala pequeña. Sobre ella hay montada una deformación, una envolvente, de escala espacial más grande y de evolución más lenta, gobernada por unas *ecuaciones de amplitud* cuya estructura es universal. Estas ecuaciones son más sencillas que la dinámica no lineal completa, pero proveen una explicación “casi” completa de todos los fenómenos de no-equilibrio. Esto se manifiesta en un acuerdo muy cercano entre las predicciones teóricas y los experimentos.



La forma de las ecuaciones de amplitud depende del *tipo* de bifurcación, es decir de la inestabilidad lineal, pero no de otros detalles del sistema. De manera que su forma es completamente universal. Sólo sus coeficientes dependen de los detalles del modelo físico. La diferencia más importante corresponde a las bifurcaciones que dan lugar a patrones estacionarios (que dan ecuaciones de amplitud con coeficientes reales) o patrones dependientes del tiempo (que dan ecuaciones de amplitud con coeficientes complejos).

8.6.1. Inestabilidad de Rayleigh-Bénard

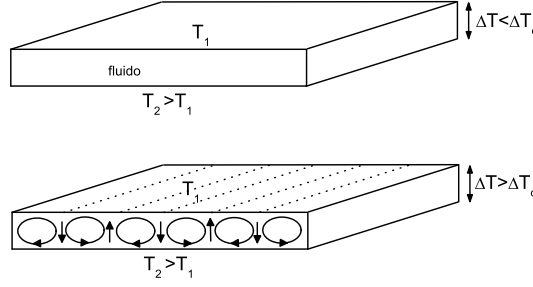
Vamos a usar como ejemplo de este desarrollo el sistema de Rayleigh-Bénard en una versión simplificada (ya que es un poco más sencillo que en los sistemas de Turing que vimos anteriormente). Se trata de un clásico sistema de mecánica de fluidos, que aparentemente guarda poca relación con los sistemas biológicos que venimos estudiando. Lo hemos elegido porque el tratamiendo ligeramente fuera del equilibrio es particularmente sencillo y sirve para ilustrar la técnica general, poderosa y universal de las *ecuaciones de amplitud*. Todos los fenómenos biológicos en los que se forman patrones espaciales que hemos mencionado, incluyendo los de reacción-difusión pero también muchos otros, son susceptibles de este tratamiento. (En el libro de Murray hay un modelo mecánico para la formación de estructuras en la piel, por ejemplo. El también mencionado *D. discoideum*, las ondas de contracción en el tejido cardíaco, las manchas de las pieles, los ojos compuestos, la estructura interna de la célula...). Hay un review clásico en [53].

El sistema de de Rayleigh-Bénard consiste en una lámina de fluido con una diferencia de temperatura entre la parte inferior y la superior. Esta diferencia de temperatura produce una diferencia de densidad debido a que el fluido de abajo se expande más que el de arriba. El líquido de abajo, entonces, tiende a flotar, lo que se manifiesta como una fuerza desestabilizadora (flotación). Al mismo tiempo existe una fuerza estabilizadora: la viscosidad. Si $\Delta T < \Delta T_c$ el fluido se mantiene en reposo, el calor se disipa por arriba transportado por conducción térmica. En este estado, las perturbaciones decaen y hay estabilidad lineal. Si $\Delta T > \Delta T_c$ la viscosidad no alcanza, se produce una inestabilidad del estado de conducción, y el líquido se empieza a mover para disipar el calor.

El parámetro de control que conviene usar en este sistema es el *número de Rayleigh*, que relaciona la flotación, la viscosidad y la temperatura en el fluido:

$$R \propto \frac{\beta T}{\nu}$$

Si $R > R_c$ las perturbaciones del estado uniforme crecen y se forma una estructura de convección (ya que el fluido no puede subir o bajar todo a la vez!). La estructura más sencilla está formada por *rollos de convección*.



Las ecuaciones que describen este sistema son las ecuaciones de Navier-Stokes, que son muy complicadas de analizar. Pero para las geometrías y ΔT habituales hay descripciones simplificadas.

8.6.2. Análisis lineal

Consideremos una situación en la que el pattern es independiente del tiempo (es decir, aunque el fluido se mueve, la estructura de rollos no lo hace). En un sistema infinito, o con simetría de rotación en el plano, el vector de onda del pattern puede apuntar en cualquier dirección. Definimos esa dirección como el eje x . Ignoramos toda variación en el eje y (es decir, suponemos rollos infinitos) para quedarnos con un sistema unidimensional. Además, digamos que hay simetría $x \rightarrow -x$ de reflexión. en tal caso, la ecuación del sistema, que en su expresión más general tiene la forma:

$$\partial_t u(x, y, z, t) = F(u, \partial_x u, \dots, R)$$

tiene soluciones linealizadas tipo modos de Fourier:

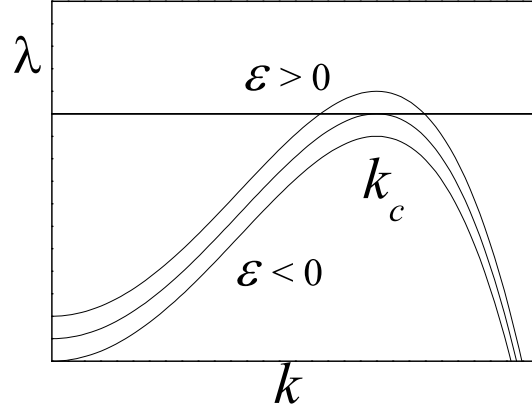
$$u(x, y, z, t) = G(z)e^{\lambda t + ikx} + c.c.,$$

donde k es el número de onda del modo, λ es su tasa de crecimiento, y $G(z)$ es el modo en la dirección z (que no nos interesa). Substituyendo estas soluciones en la ecuación linealizada (por métodos estándar de análisis lineal) se encuentra una relación de dispersión $\lambda(k)$.

En términos de un parámetro de control reducido: $\epsilon = (R - R_c)/R$ vemos que el comportamiento es distinto según sea $\epsilon < 0$ (todos los modos se amortiguan, y el estado homogéneo es estable) o $\epsilon > 0$ (hay modos con números de onda alrededor de k_c que crecen, y el estado homogéneo es inestable).

Como las ecuaciones hidrodinámicas completas son complicadas, hagamos un modelo sencillo de la situación. La parte lineal la tomamos directamente de la figura genérica de $\lambda(k)$, haciéndola de la forma:

$$\lambda(k) = \epsilon - D(k_c^2 - k^2)^2. \quad (8.88)$$



Así que la ecuación puede ser de la forma:

$$\partial_t u = \epsilon u - D(\partial_x^2 + k_c^2)^2 u + \text{términos no lineales.} \quad (8.89)$$

Al requerir que la ecuación sea invariante por reflexión $x \rightarrow -x$, tenemos que el término no lineal más sencillo es cúbico. De tal modo que proponemos:

$$\partial_t u = \epsilon u - D(\partial_x^2 + k_c^2)^2 u - \alpha u^3, \quad (8.90)$$

con $\alpha > 0$. Reescaleando apropiadamente x y u podemos desembarazarnos de los dos parámetros D y α , obteniendo en tal caso:

$$\partial_t u = \epsilon u - (\partial_x^2 + k_c^2)^2 u - u^3. \quad (8.91)$$

Este es el **modelo de Swift-Hohenberg**, que puede ser obtenido directamente de las ecuaciones del fluido (que involucran más componentes y dimensiones, $\vec{v}(\vec{r})$ y $T(\vec{r})$). Es el modelo más sencillo para incorporar el efecto de los términos no lineales en la descripción de la inestabilidad.

8.6.3. Ecuaciones de amplitud para el modelo SH

En la figura (de la relación de dispersión) podemos ver que para $\epsilon \approx 0$, sólo los números de onda cercanos a k_c son importantes. Entonces $\lambda \approx 0$, y por la forma del máximo cuadrático, podemos suponer un desarrollo de la relación de dispersión con los términos:

$$\lambda = \left. \frac{\partial \lambda}{\partial \epsilon} \right|_{\epsilon=0} \epsilon + \frac{1}{2} \left. \frac{\partial^2 \lambda}{\partial k^2} \right|_{k=k_c} (k - k_c)^2 + \dots, \quad (8.92)$$

de manera que los modos en una bandita de ancho $\sim \sqrt{\epsilon}$ alrededor de k_c son los que crecen. Si en la solución de la ecuación completa tenemos un modo de

número de onda k (de todos los que van a estar presentes en $A(x, t)$) podemos ver que:

$$e^{ikx} = e^{i(k-k_c+k_c)x} = e^{i(k-k_c)x} e^{ik_c x}, \quad (8.93)$$

y entonces, como $k - k_c \sim \sqrt{\epsilon} \ll 1$, el comportamiento es $e^{ikx} \sim$ lento \times crítico. Vemos que la escala espacial en la cual cambia la fase es $(k - k_c)^{-1} \sim \epsilon^{-1/2} \gg 1$, que es entonces la escala esperada para las modulaciones espaciales.

Además: $\lambda \sim \epsilon$, así que la escala temporal de la modulación es ϵ^{-1} .

Por otro lado, en el estacionario tenemos

$$\partial_t u = 0 = (\epsilon - \mathcal{L}^2 - u^2)u \Rightarrow u^2 = \epsilon - \mathcal{L}^2 \Rightarrow u \sim \epsilon^{1/2} \quad (8.94)$$

ya que $\mathcal{L}^2 \sim 0$ cerca de k_c para $\epsilon \ll 1$. En otras palabras, la bifurcación es una pitchfork supercrítica, $u \sim \sqrt{\epsilon}$.

Con estas observaciones, podemos plantear la forma que esperamos que tengan las soluciones del sistema completo, separando las dos escalas:

$$u(x, t) = \epsilon^{1/2} A(X, T) u_{lin}(x) + \text{términos de orden superior}$$

con $X = \epsilon^{1/2}x$ y $T = \epsilon t$, de modo que $\partial_t = \epsilon \partial_T$ y $\partial_x = \partial_x + \sqrt{\epsilon} \partial_X$, donde podemos interpretar que en esta última expresión la ∂_x de la derecha actúa exclusivamente sobre la escala espacial chica y ∂_X sobre la grande (mientras que la ∂_x de la izquierda actúa sobre todas las escalas)¹. $A(X, T)$ es la amplitud para la cual queremos la ecuación. Proponemos:

$$u(x, t) = \epsilon^{1/2} A_0(X, T) \phi(x) + \epsilon B_0(X, T) \psi(x) + \epsilon^{3/2} C_0(X, T) \zeta(x), \quad (8.95)$$

manteniendo hasta el orden 3/2 que es el que necesitaremos para llegar a un sistema de ecuaciones cerradas para las amplitudes.

Ahora desarrollamos la ecuación diferencial hasta el orden 3/2.

Miembro de la izquierda:

$$\partial_t u \rightarrow \epsilon \partial_T u \sim \epsilon^{3/2} \partial_T A_0 \phi. \quad (8.96)$$

Miembro de la derecha:

$$\left. \begin{aligned} \epsilon u &\rightarrow \epsilon^{3/2} A_0 \phi, \\ -u^3 &\rightarrow -\epsilon^{3/2} (A_0 \phi)^3, \end{aligned} \right\} \quad \text{fáciles!} \quad (8.97)$$

Miembro de la derecha, parte complicada:

$$-(\partial_x^2 + k_c^2)^2 u = -[(\partial_x + \epsilon^{1/2} \partial_X)^2 + k_c^2]^2 u. \quad (8.98)$$

¹Porque $\partial_x[f(X(x))g(x)] = g(x)\partial_x f(X(x)) + f(X(x))\partial_x g(x) = g(x)\partial_x X(x)\partial_X f(X) + f(X)\partial_x g(x) = \sqrt{\epsilon}\partial_X f(X)g(x) + \partial_x f(X)g(x) = (\partial_x + \sqrt{\epsilon}\partial_X)[f(X)g(x)]$. ¿OK?

Veamos de a poco. Como u es al menos $\sim \epsilon^{1/2}$, tenemos que calcular el $[]^2$ hasta orden $\sim \epsilon$:

$$[]^2 = [\partial_x^2 + k_c^2 + 2\epsilon^{1/2}\partial_x\partial_X + \epsilon\partial_X^2]^2 \quad (8.99)$$

$$\equiv [\mathcal{L}^2 + 2\epsilon^{1/2}\partial_x\partial_X + \epsilon\partial_X^2]^2 \quad (8.100)$$

$$\approx \mathcal{L}^2 + 4\epsilon^{1/2}\mathcal{L}\partial_x\partial_X + 4\epsilon\partial_x^2\partial_X^2 + 2\epsilon\mathcal{L}\partial_X^2 \quad (8.101)$$

más términos de orden $\epsilon^{3/2}$ y superiores.

Aplicando ahora $[]^2$ sobre el desarrollo de u tenemos varios términos hasta llegar al orden $\epsilon^{3/2}$:

$$\begin{aligned} []^2 u = & \epsilon^{1/2} A_0 \mathcal{L}^2 \phi \\ & + \epsilon [4\partial_X A_0 \mathcal{L} \partial_x \phi + B_0 \mathcal{L}^2 \psi] \\ & + \epsilon^{3/2} [4\partial_X^2 A_0 \partial_x^2 \phi + 2\partial_X^2 A_0 \mathcal{L} \phi + 4\partial_X B_0 \mathcal{L} \partial_x \psi + C_0 \mathcal{L}^2 \zeta]. \end{aligned} \quad (8.102)$$

Ahora usamos Ecs. (8.96, 8.97, 8.102) e igualamos término a término cada orden:

$o(\epsilon^{1/2})$:

$$A_0 \mathcal{L}^2 \phi = A_0 (\partial_x^2 + k_c^2)^2 \phi = 0 \quad (8.103)$$

cuya solución (periódica) es $A_0 \phi = \bar{A}_0 e^{ik_c x} + \bar{A}_0^* e^{-ik_c x}$ con A_0 indeterminado a este orden, apareciendo sólo como una constante de integración arbitraria. Seguimos adelante:

$o(\epsilon)$:

$$4\partial_X A_0 \mathcal{L} \partial_x \phi + B_0 \mathcal{L}^2 \psi = 0. \quad (8.104)$$

Pero $\mathcal{L}\phi = 0$, luego

$$\Rightarrow B_0 \mathcal{L}^2 \psi = 0 \Rightarrow B_0 \psi = \bar{B}_0 e^{ik_c x} + \bar{B}_0^* e^{-ik_c x}, \quad (8.105)$$

donde también B_0 aparece por ahora como indeterminada. Seguimos con el primer orden no trivial:

$o(\epsilon^{3/2})$:

$$\begin{aligned} \phi \partial_T A_0 = & \phi A_0 - (\phi A_0)^3 - 4\partial_X^2 A_0 \partial_x^2 \phi \\ & - 2\partial_X^2 A_0 \underbrace{\mathcal{L}\phi}_{=0} - 4\partial_X B_0 \underbrace{\mathcal{L}\partial_x \psi}_{=0} - C_0 \mathcal{L}^2 \zeta, \end{aligned} \quad (8.106)$$

donde un par de términos se anulan por la acción del operador lineal sobre la parte lineal de la solución. Además, por (8.103) $\partial_x^2 \phi = -k_c^2 \phi \Rightarrow$ el 3er término queda $-4\partial_X^2 A_0 \partial_x^2 \phi = 4k_c^2 \phi \partial_X A_0$.

Y el término cúbico de (8.106) puede escribirse como:

$$(\phi A_0)^3 = e^{3ik_c x} \bar{A}_0^3 + e^{-3ik_c x} \bar{A}_0^{*3} + 3(e^{ik_c x} \bar{A}_0 + e^{-ik_c x} \bar{A}_0^*) |\bar{A}_0|^2, \quad (8.107)$$

donde aparecen términos con $e^{\pm 3ik_c x}$ que no habían aparecido antes, así que deben ser cancelados con el único término que queda, el $C_0 \mathcal{L}^2 \zeta$. Pero por otro lado $C_0 \mathcal{L}^2 \zeta$ no puede tener términos con $e^{\pm ik_c x}$ (porque se los aniquilaría el \mathcal{L}). Así que, agrupando los términos con los distintos armónicos, tenemos dos ecuaciones:

$$\phi \partial_T A_0 = \phi A_0 - 3|A_0|^2 \phi A_0 + 4k_c^2 \phi \partial_X^2 A_0 \quad (8.108)$$

$$0 = -e^{3ik_c x} A_0^3 + e^{-3ik_c x} A_0^{*3} - C_0 \mathcal{L}^2 \zeta. \quad (8.109)$$

La segunda determina $\zeta(x)$, y como esta función da una contribución de orden $\epsilon^{3/2}$ en u , no la consideramos. La primera ecuación puede separarse en dos ecuaciones, según $e^{\pm ik_c x}$, que son conjugadas entre sí, así que basta considerar sólo una de ellas:

$$\partial_T A_0 = A_0 - 3|A_0|^2 A_0 + 4k_c^2 \partial_X^2 A_0, \quad (8.110)$$

que volviendo a las variables originales es:

$$\partial_t A_0 = \epsilon A_0 - 3\epsilon |A_0|^2 A_0 + 4k_c^2 \partial_X^2 A_0, \quad (8.111)$$

y finalmente haciendo un pequeño cambio ($x \rightarrow 2k_c x$ y $A = (3\epsilon)^{1/2} A_0$) obtenemos:

$$\boxed{\partial_t A = \epsilon A - |A|^2 A + \partial_x^2 A.} \quad (8.112)$$

Esta es la ecuación para la amplitud que modula el comportamiento lineal de los rollos. Coincidentemente es la misma ecuación que Ginzburg y Landau propusieron fenomenológicamente para la densidad de portadores en un superconductor en ausencia de campo magnético, y se la llama entonces *ecuación real de Ginzburg-Landau*. Fue descubierta en el contexto de las transiciones de fase alejadas del equilibrio por Alan Newell a fines de los setentas. Nótese que la amplitud A es compleja. La ecuación se llama *real* porque sus coeficientes son reales, y para diferenciarla de la ecuación que se obtiene cuando la inestabilidad lineal es dependiente del tiempo (tipo ondas viajeras en lugar de un pattern estacionario), en cuyo caso los coeficientes son complejos:

$$\boxed{\partial_t A = \epsilon A - (1 - ic_3)|A|^2 A + (1 + ic_1)\partial_x^2 A,} \quad (8.113)$$

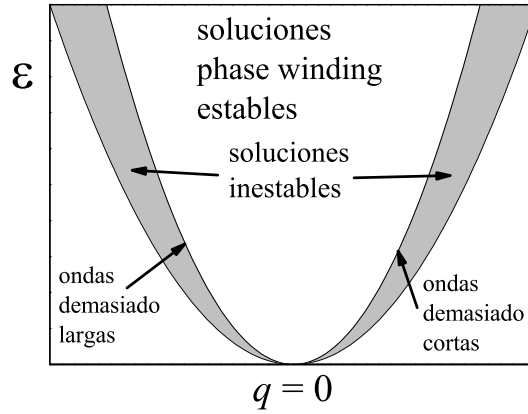
que se llama *ecuación de Ginzburg-Landau compleja*.

8.6.4. Soluciones sencillas de la ecuación de Ginzburg-Landau real

Existen soluciones sencillas de la ecuación real de Ginzburg-Landau, llamadas de “fase enroscada” (*phase winding*), del tipo $A = ae^{iqx}$ donde $q^2 =$

$\epsilon - a^2$. Recordando que se trata de amplitudes en una solución general que tiene la forma: $u(x, t) = A(x, t)e^{ik_c x} + c.c.$, vemos que se trata de estados estacionarios con un número de onda un poco mayor o un poco menor que k_c (según $q < 0$ o $q > 0$).

Para estas soluciones puede hacerse un análisis de estabilidad lineal completamente estándar, obteniendo las condiciones de estabilidad de las soluciones de fase enroscada. Cuando éstas se vuelven inestables, tenemos una *inestabilidad secundaria* del problema original, ya que se trata de la inestabilidad de soluciones que aparecieron a partir de una inestabilidad de la solución homogénea del sistema. Esta inestabilidad hace que los patrones se vuelvan más y más complicados, tal como se observa en los experimentos. Para la ecuación real de GL, esta inestabilidad se llama *inestabilidad de Eckhaus*.



Las soluciones de fase enroscada aparecen mediante una bifurcación tipo pitchfork a partir del estado con $A = 0$ en un valor crítico de $\epsilon_q = q^2$. Si $\epsilon > \epsilon_q$ estas soluciones A_q son estables, siempre que $|q|$ no sea demasiado grande. Si el número de onda es muy grande (rollos anchos) la inestabilidad de Eckhaus se encarga de partirlo (¡en tres!). También si los rollos son muy estrechos (q muy negativo) se vuelven inestables, y tres se juntan en uno. La diferencia de fase entre dos puntos a lo largo del eje x es el número de rollos. Ahora bien, cuando el número de rollos cambia en un número discreto, el número de “vueltas” de la fase también lo hace, y la fase cambia de manera discontinua. Pero A es continua. ¿Cómo se produce entonces la transición? La única manera es que en algún punto el módulo de A se anule, de manera que su fase queda indeterminada y la fase puede hacer un cambio discontinuo de tamaño 2π . Esos puntos se llaman de *slip* de la fase, y allí la envolvente (que es en general suave) se anula.

En dos dimensiones hay otra inestabilidad parecida, que se llama *zig-zag*, en la que los rollos se deforman lateralmente y una inestabilidad secundaria los reconecta en direcciones diagonales.

El problema de encontrar soluciones a la ecuación de Ginzburg-Landau es en general muy complicado, y la mayoría de las veces se recurre a métodos numéricos de solución.

Capítulo 9

Osciladores biológicos

En todos los sistemas vivos parece existir un principio de auto-organización consistente en la repetición rítmica de algún proceso. En muchas ocasiones estos son procesos químicos, de manera que los fenómenos rítmicos observados corresponden a reacciones químicas acopladas, cuyas interacciones producen soluciones oscilatorias en las concentraciones. A veces la interacción misma forma un ciclo (como es el caso del ciclo de Krebs); otras veces es una forma elemental de un ciclo químico (por ejemplo, la autocatálisis), la responsable de las oscilaciones.

En diversos tejidos, la actividad química en las células puede ir acompañada de una actividad eléctrica, como es el caso de las neuronas y los miocitos. Esta actividad eléctrica, de polarización de la membrana celular, también resulta cíclica.

En todos estos casos, el acoplamiento de numerosos subsistemas cíclicos da lugar a fenómenos colectivos macroscópicos, caracterizados por el “en-trainment” y la sincronización. El resultado es generalmente un fenómeno periódico macroscópico, muchas veces complejo, tal como el pulsar del corazón, el ciclo menstrual, los ritmos circadianos de sueño, etc.

Ejemplos de estos comportamientos son:

- El ciclo de Krebs y otros ciclos intracelulares (glicólisis...).
- El latir del corazón.
- Sistemas neuronales y comportamientos cíclicos asociados (caminar, nadar, Hodgkin-Huxley, ...).
- Ritmos circadianos (asociados a periodicidades externas al organismo).
- Ritmos menstruales (hormonas, tejidos).

- El ciclo celular mismo, involucrando la reproducción celular.
- Los fenómenos colectivos observados en microorganismos como *Dictyostelyum discoideum*, una colonia de amebas cuyos movimientos resultan organizados por ondas de cyclic-AMP.
- Las oscilaciones observadas en sistemas ecológicos (modelos de Lotka, Lotka-Volterra).
- Ciclos epidémicos, observados en la incidencia de muchas enfermedades infecciosas.

Muchas veces, el comportamiento periódico ocurre no en el tiempo sino en el espacio, dando lugar a la formación de estructuras espaciales periódicas más o menos complejas. Un campo donde es fácil imaginar estos fenómenos es en el desarrollo embrionario, en el que se forman estructuras que dan lugar a los diversos órganos a partir de una masa de células indiferenciadas.

En este capítulo y en el siguiente estudiaremos de manera más o menos sistemática algunos de estos sistemas de osciladores. Algunos de los tópicos ya han aparecido en otros lugares de este texto. Aparecen aquí repetidos, o enfocados con otras perspectiva, para darle al tema de los osciladores un carácter auto-contenido que puede servir para un curso en sí mismo.

9.1. Bifurcaciones

Las bifurcaciones son fenómenos críticos en sistemas dinámicos, en los que se crean, destruyen, o cambian de estabilidad los puntos fijos, al cambiar un parámetro llamado *parámetro de control*. En dos o más dimensiones, además, pueden observarse fenómenos similares en órbitas cíclicas (en lugar de puntos fijos). Es decir, con un parámetro se puede, por ejemplo, encender y apagar las oscilaciones de un sistema. Repasaremos brevemente las tres bifurcaciones típicas de los sistemas unidimensionales, analizando luego las que involucran ciclos, que son de particular interés para el resto del curso.

9.1.1. Saddle-node, transcrítica, diapasón (pitchfork, tenedor)

Estas bifurcaciones, que son las únicas que pueden sufrir los sistemas 1D, existen también en 2D y en más dimensiones. Nada novedoso ocurre en dimensiones mayores que 1. Toda la “acción” se concentra en un subespacio unidimensional, a lo largo del cual ocurre la bifurcación, mientras que en las

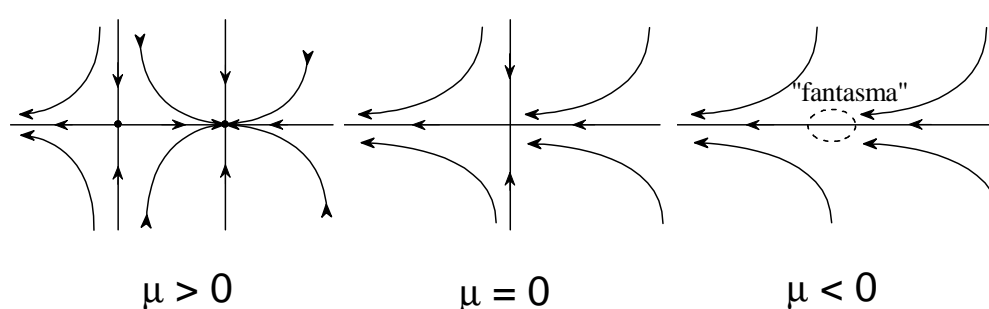
otras dimensiones el flujo es simplemente de atracción a, o repulsión de, este subespacio.

Saddle-node

Es el prototipo de creación-destrucción de puntos fijos. La forma canónica de esta bifurcación en dos dimensiones es el sistema:

$$\dot{x} = \mu - x^2, \quad (9.1a)$$

$$\dot{y} = -y. \quad (9.1b)$$



Vemos que, al achicarse μ , los nodos estable e inestable se acercan, se unen cuando $\mu = 0$, y luego desaparecen cuando $\mu < 0$. Es de destacar que en esta situación, aun cuando los nodos ya no existen, persiste un “fantasma” que demora el flujo. El tiempo que el sistema pasa en este cuello de botella en general crece como

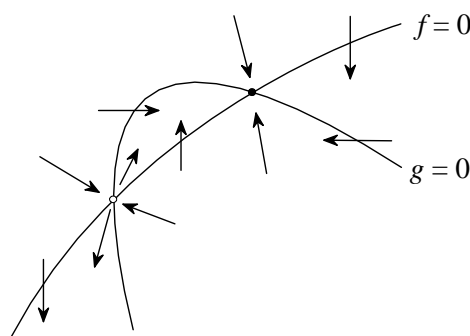
$$\tau \sim (\mu - \mu_c)^{-1/2}. \quad (9.2)$$

En general, en dos dimensiones, un sistema tendrá la forma:

$$\dot{x} = f(x, y) \quad (9.3a)$$

$$\dot{y} = g(x, y), \quad (9.3b)$$

de manera que el flujo es de la forma



Los puntos fijos ocurren en la intersección de las nulclinas. A medida que se cambia el parámetro de control relevante, las nulclinas se empiezan a alejar, se hacen tangentes cuando $\mu = \mu_c$, y finalmente se separan. Todas las bifurcaciones saddle-node, en cualquier dimensión, cualesquiera sean las funciones f y g , son así localmente.

Ejercicio: Switch genético, ejemplo 8.1.1 de Strogatz.

Transcríticas y diapasón

Transcrítica:

$$\dot{x} = \mu x - x^2 \quad (9.4a)$$

$$\dot{y} = -y \quad (9.4b)$$

Pitchfork supercrítica:

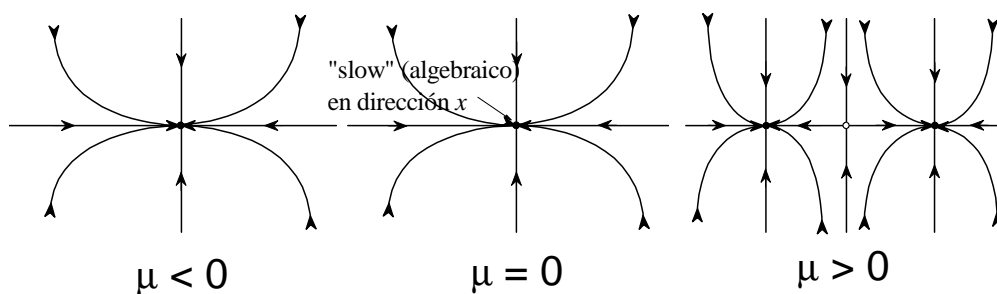
$$\dot{x} = \mu x - x^3 \quad (9.5a)$$

$$\dot{y} = y \quad (9.5b)$$

Pitchfork subcrítica:

$$\dot{x} = \mu x + x^3 \quad (9.6a)$$

$$\dot{y} = y \quad (9.6b)$$

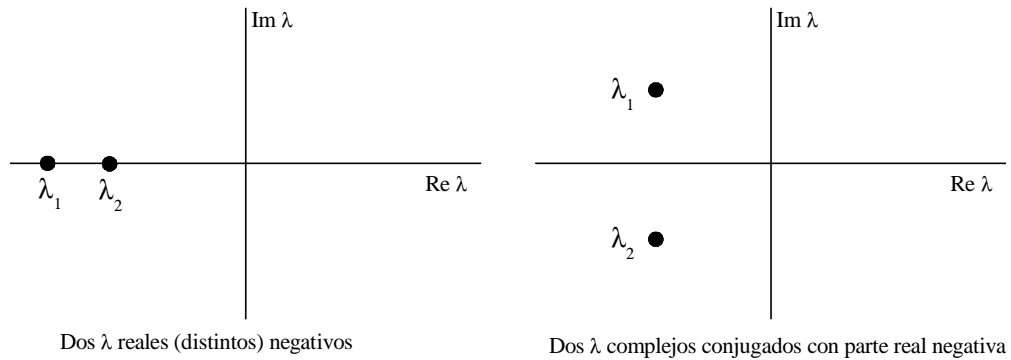


9.1.2. Bifurcaciones de Hopf

En los tres tipos de bifurcaciones vistos arriba, el punto crítico está caracterizado porque uno de los autovalores del sistema linealizado se anula. Este tipo de bifurcaciones siempre involucra la colisión de dos o más puntos fijos.

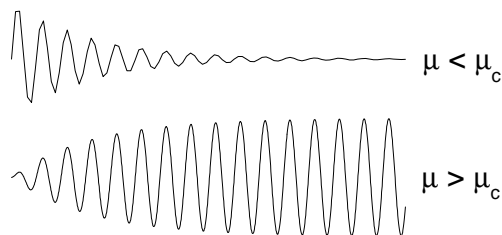
En 2 y más dimensiones es posible un tipo de bifurcaciones fundamentalmente distinto, en el que un punto fijo puede perder su estabilidad sin

chocar con otro punto fijo. Esto está asociado con que, en dos dimensiones, los autovalores del jacobiano tienen dos alternativas si un punto fijo es estable:



Para desestabilizar el punto fijo necesitamos que al menos uno de los autovalores cruce el eje imaginario, pasando al semiplano de parte real positiva, al variar el parámetro de control. Si se trata de un autovalor real (como en la figura de la izquierda), pasa necesariamente por $\lambda = 0$, y tenemos una bifurcación saddle-node, o transcritical, o pitchfork.

La alternativa de la derecha corresponde a autovalores con parte imaginaria distinta de cero (conjugados en 2D), que pasan por el eje imaginario simultáneamente, convirtiendo a una espiral estable en una inestable. Esta situación corresponde a un sistema con oscilaciones amortiguadas, en las que la tasa de decaimiento de las oscilaciones depende de μ . Variando μ de manera que los autovalores se acerquen al eje imaginario, el decaimiento de las oscilaciones se hace cada vez más lento, hasta que se convierte en un *crecimiento* cuando el punto fijo pierde su estabilidad. Alrededor del punto fijo inestable puede formarse un ciclo estable que atrae las oscilaciones crecientes. Este es el caso de las bifurcaciones de Hopf supercríticas.



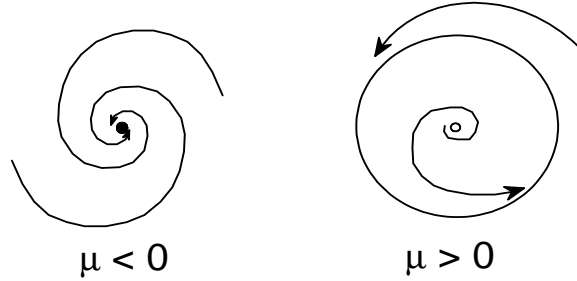
Ejemplo: bifurcación de Hopf en 2D

En coordenadas polares, consideremos el sistema:

$$\dot{r} = \mu r - r^3 \quad (9.7a)$$

$$\dot{\theta} = \omega + br^2 \quad (9.7b)$$

El parámetro μ , multiplicando el término positivo en la ecuación radial, controla la estabilidad del origen. El parámetro ω es la frecuencia de pequeñas oscilaciones alrededor del origen. El parámetro b manifiesta la dependencia de la frecuencia en la amplitud, que caracteriza a estos osciladores no lineales y los diferencia de los osciladores lineales.



Para ver el rol de los autovalores en esta bifurcación, como razonábamos más arriba, conviene pasar a coordenadas cartesianas ($x = r \cos \theta$, $r^2 = x^2 + y^2$):

$$\dot{x} = \dot{r} \cos \theta - r \dot{\theta} \sin \theta \quad (9.8a)$$

$$= (\mu r - r^3) \cos \theta - r(\omega + br^2) \sin \theta \quad (9.8b)$$

$$= (\mu - r^2)r \cos \theta - (\omega + br^2)r \sin \theta \quad (9.8c)$$

$$= (\mu - [x^2 + y^2])x - (\omega + b[x^2 + y^2])y \quad (9.8d)$$

$$= \mu x - \omega y + \text{términos cúbicos} \quad (9.8e)$$

$$\dot{y} = \omega y + \mu y + \text{términos cúbicos} \quad (9.8f)$$

El Jacobiano en el origen es:

$$A = \begin{pmatrix} \mu & -\omega \\ \omega & \mu \end{pmatrix} \Rightarrow \lambda_{1,2} = \mu \pm i\omega \quad (9.9)$$

donde vemos que ω es la frecuencia de las oscilaciones, y que ambos autovalores cruzan el eje imaginario de izquierda a derecha cuando $\mu = \mu_c = 0$.

Las bifurcaciones de Hopf tienen las siguientes propiedades generales:

- La amplitud crece continuamente desde cero, $\sim \sqrt{\mu - \mu_c}$.

- La frecuencia es $\omega = \text{Im } \lambda$ en $\mu = \mu_c$. Esto es exacto en μ_c , y $O(\mu - \mu_c)$ cerca de μ_c . El período es $T = 2\pi / \text{Im } \lambda + O(\mu - \mu_c)$.
- En general, el ciclo elíptico cerca de su nacimiento, y se deforma a amplitudes mayores, para μ alejándose de μ_c .
- En general, las “trayectorias” de los autovalores en el plano complejo, al variar μ , no son horizontales, sino que se curvan.

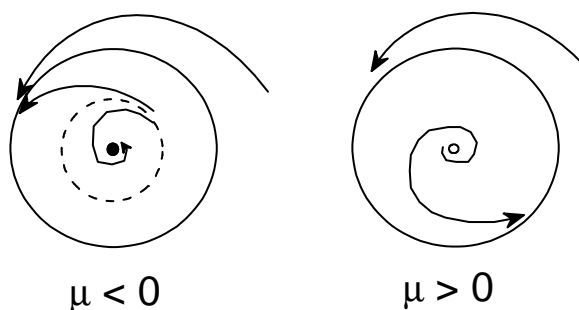
Hopf subcrítica

La variedad subcrítica de las bifurcaciones de Hopf es más dramática que la supercrítica (y a veces más peligrosa) ya que es de primer orden: al desestabilizarse el punto fijo, las trayectorias “saltan” a un atractor lejano:

$$\dot{r} = \mu r + r^3 - r^5 \quad (9.10a)$$

$$\dot{\theta} = \omega + br^2. \quad (9.10b)$$

Obsérvese que el término en r^3 ahora es positivo, contribuyendo a la desestabilización del punto fijo.



Este sistema tiene histéresis, característica de las transiciones de primer orden. Una vez que el sistema saltó al ciclo grande, no se lo puede volver a traer al origen achicando μ , porque el ciclo grande es estable y atrae a su vecindario. Recién con $\mu = -1/4$, cuando los ciclos estable e inestable colisionan y se aniquilan en un *fold* (ver más abajo), el sistema vuelve al origen.

Este tipo de bifurcación ocurre en la dinámica de las neuronas, en vibraciones de las alas de los aviones, y en el flujo de fluidos (el sistema de Lorenz, por ejemplo, sufre una bifurcación de Hopf subcrítica poco antes del caos).

Nota: existe una bifurcación de Hopf degenerada (sin ciclo límite), por ejemplo en el sistema $\ddot{x} + \mu\dot{x} + \sin x = 0$.

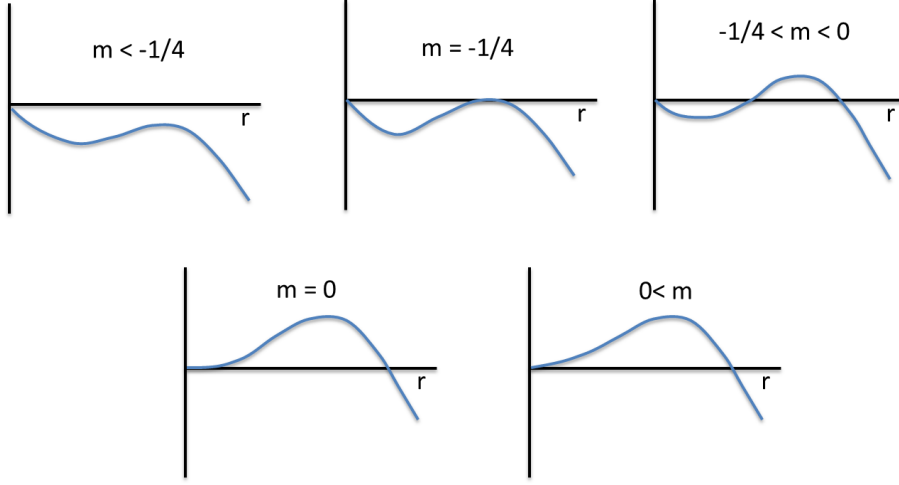


Figura 9.1: El miembro de la derecha de (9.11a), para distintos valores de μ . En $\mu = -1/4$ se produce el fold, y en $\mu = 0$ la bifurcación de Hopf subcrítica.

9.1.3. Bifurcaciones globales de ciclos

Además de la bifurcación de Hopf, existen en dos dimensiones otros tipos de bifurcaciones en las cuales se crean o destruyen ciclos límite. Se llaman *bifurcaciones globales*, ya que involucran regiones extendidas en el espacio de fases. Veremos como ejemplo sólo una de ellas, suficiente para que conozcan su existencia.

Bifurcación saddle-node de ciclos (fold)

Es una bifurcación en la cual colisionan dos ciclos límite, uno estable y el otro inestable, análogamente a lo que ocurre con los puntos fijos en una bifurcación saddle-node. Un ejemplo es el siguiente sistema (que también tiene una bifurcación de Hopf sub-crítica):

$$\dot{r} = \mu r + r^3 - r^5 \quad (9.11a)$$

$$\dot{\theta} = \omega + br^2 \quad (9.11b)$$

con $\mu < 0$. Si miramos la ecuación radial como sistema unidimensional, vemos que tienen una bifurcación saddle-node cuando $\mu = \mu_c = -1/4$. Estos dos puntos fijos, en 2D, corresponden a dos ciclos circulares ($\dot{r} = 0$).

Notemos que, al nacer, la amplitud del ciclo es $O(1)$, en lugar de $O(\sqrt{\mu - \mu_c})$ como en una bifurcación de Hopf.

En coordenadas cartesianas es:

$$x = r \cos \theta, \quad y = r \sin \theta$$

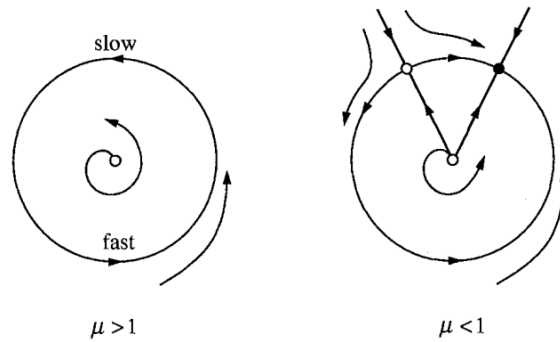


Figura 9.2: Bifurcación de período infinito.

$$\dot{x} = \frac{\dot{r}}{r} r \cos \theta - r \sin \theta \dot{\theta} = \frac{\dot{r}}{r} x - y \dot{\theta} \quad (9.12)$$

$$\dot{y} = \dot{r} \sin \theta + r \cos \theta = \frac{\dot{r}}{r} y + x \dot{\theta} \quad (9.13)$$

Otras bifurcaciones globales son la bifurcación de período infinito (un ciclo con una parte que se hace lenta y finalmente se parte en dos puntos fijos), y la bifurcación homoclínica (colisión de un ciclo con una ensilladura).

Para todas ellas conviene conocer las leyes de escaleo de la amplitud y del período, ya que pueden servir para distinguirlas en experimentos (o en simulaciones complicadas) y proponer modelos sencillos (modelos “de juguete”).

	Amplitud ¹	Período ¹
Hopf supercrítica	$O(\sqrt{\mu})$	$O(1)$
Saddle-node de ciclos	$O(1)$	$O(1)$
Período infinito	$O(1)$	$O(\mu^{-1/2})$
Homoclínica	$O(1)$	$O(\ln \mu)$
¹ del ciclo estable		

En más dimensiones todas ellas pueden aparecer, solas o combinadas con otras. La homoclínica se vuelve particularmente interesante, ya que suele ir acompañada por caos (como en el caso del sistema de Lorenz).

9.2. Osciladores y switches biológicos

La concentración de enzimas y otras proteínas aumenta periódicamente en cultivos celulares (a veces en coincidencia con la división celular), reflejando un comportamiento periódico en su síntesis. La síntesis de las proteínas es

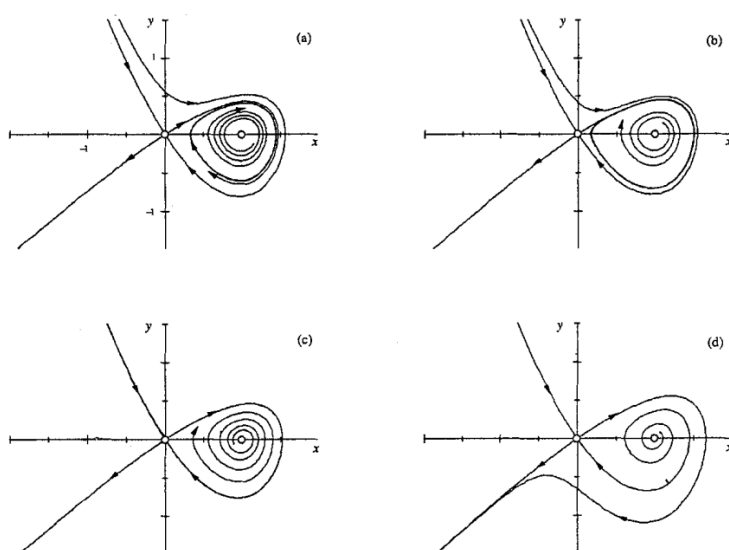
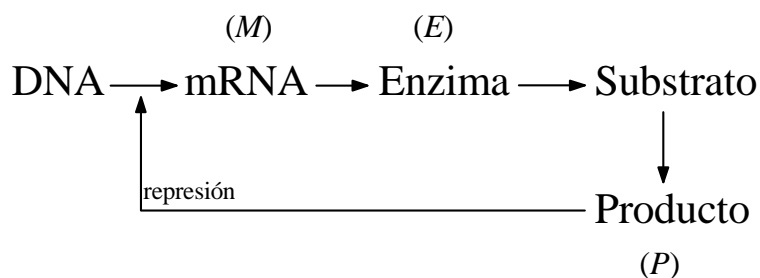


Figura 9.3: Bifurcación de un ciclo homoclínico. Obsérvese la variedad inestable que sale del origen hacia arriba y la derecha: en (c) vemos que regresa al origen (órbita homoclínica), mientras que en (a) y en (d) se va hacia un lado o hacia el otro. En (b) vemos que el ciclo límite se agranda hasta tocar el origen cuando $\mu = \mu_c$, el punto de la bifurcación.

un proceso regulado por un mecanismo de retroalimentación. Este fenómeno fue estudiado por Monod y Jacob en los '60, trabajo que les valiera el premio Nobel, y que puede leerse de modo divulgativo en *El azar y la necesidad* [15]. Un posible mecanismo de control es aquél en el cual un metabolito reprime la a enzima que lo produce:



La represión ocurre, por ejemplo, al ligarse el producto al ADN o a un precursor de la transcripción (como en el caso de la β -lactosa estudiada por Monod). Una formulación matemática de este modelo sería la del modelo de Goodwin (1965), que es uno de los favoritos hasta hoy en día para modelar

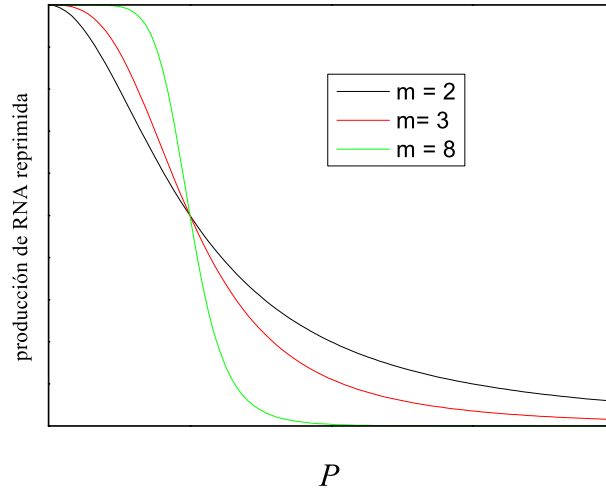
los ritmos circadianos:

$$\frac{dM}{dt} = \frac{V}{K + P^m} - aM \quad (9.14a)$$

$$\frac{dE}{dt} = bM - cE \quad (9.14b)$$

$$\frac{dP}{dt} = dE - eP \quad (9.14c)$$

Los términos negativos corresponden a la degradación natural de las sustancias por motivos metabólicos, mientras que los positivos corresponden a su producción. El DNA se supone una fuente externa, de manera que no modelamos su dinámica. Obsérvese que el único término no lineal es el de producción de mRNA, sobre el que actúa la represión ejercida por el producto. La forma de este término es puramente empírica:



El problema de este modelo es que el estado estacionario presenta oscilaciones sólo para valores de m anormalmente grandes, $m > 8$.

Una modificación razonable sería:

$$\frac{dP}{dt} = dE - \frac{eP}{k + P}, \quad (9.15)$$

es decir una degradación del producto que se satura por presencia del mismo. Este modelo modificado tiene oscilaciones para $m = 2$.

En todo caso, la idea de reacciones encadenadas es útil, y se han estudiado modelos más generales. Por ejemplo:

$$\frac{du_1}{dt} = f(u_n) - k_1 u_1 \quad (9.16a)$$

$$\frac{du_2}{dt} = u_1 - k_2 u_2 \quad (9.16b)$$

$$\dots \quad (9.16c)$$

$$\frac{du_i}{dt} = u_{i-1} - k_i u_i, \quad i = 2, 3, \dots, n \quad (9.16d)$$

con $k_i > 0$, $f(u) > 0$.

$f(u)$ creciente \rightarrow retroalimentación positiva (poco común).

$f(u)$ decreciente \rightarrow retroalimentación negativa (inhibición).

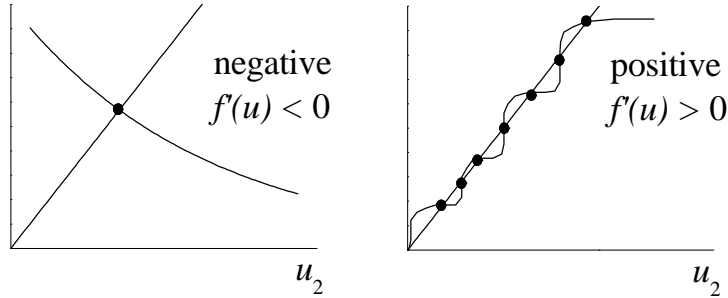
Los equilibrios de este sistema son:

$$\text{no lineal} \rightarrow f(u_n) = k_1 k_2 \dots k_n u_n \quad (\text{recta por el origen}) \quad (9.17a)$$

$$u_{n-1} = k_n u_n \quad (9.17b)$$

$$\dots \quad (9.17c)$$

$$u_1 = k_2 k_3 \dots k_n u_n \quad (9.17d)$$



$$\begin{array}{ll} f(u_2) - k_1 u_1 = 0 & u_1 = k_2 u_2 \\ u_1 - k_2 u_2 = 0 & f(u_2) = k_1 k_2 u_2 \end{array}$$

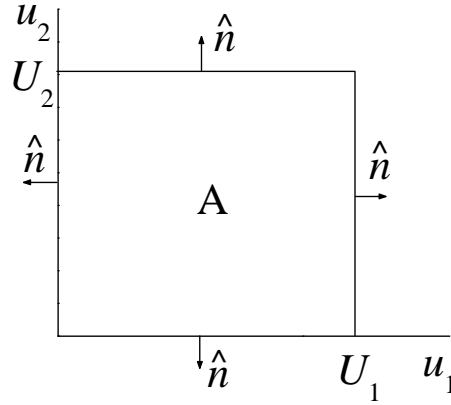
Aunque en $d > 2$ no existe un teorema de Poincaré-Bendixson, sigue siendo una condición necesaria, para la existencia de soluciones cíclicas, la existencia de un nodo o una espiral inestables alrededor del cual exista un conjunto acotado A con flujo entrante: $\hat{n} \cdot \frac{d\vec{u}}{dt} < 0$ para $\vec{u} \in \partial A$ con \hat{n} la normal exterior de ∂A .

En los sistemas con feedback negativo como el de arriba, la determinación de A es sencilla. Por ejemplo, en $d = 2$:

$$\frac{du_1}{dt} = f(u_2) - k_1 u_1 \quad (9.18a)$$

$$\frac{du_2}{dt} = u_1 - k_2 u_2 \quad (9.18b)$$

(con $f(u_2) > 0$, $f'(u_2) < 0$).



$$u_1 = 0 : \quad \hat{n} \cdot \frac{d\vec{u}}{dt} = -\frac{du_1}{dt} = -f(u_2) < 0 \quad \forall u_2 \quad (9.19a)$$

$$u_2 = 0 : \quad \hat{n} \cdot \frac{d\vec{u}}{dt} = -\frac{du_2}{dt} = -u_1 < 0 \quad \forall u_1 > 0 \quad (9.19b)$$

$$u_1 = U_1 : \quad \hat{n} \cdot \frac{d\vec{u}}{dt} = f(u_2) - k_1 U_1 < 0 \quad (9.19c)$$

$$u_2 = U_2 : \quad \hat{n} \cdot \frac{d\vec{u}}{dt} = u_1 - k_2 U_2 < 0 \quad (9.19d)$$

con U_1 y U_2 a determinarse. Entonces hacemos:

Ec. (9.19c) $\Rightarrow U_1 > \frac{f(u_2)}{k_1}$, $u_2 \in [0, U_2] \Rightarrow U_1 > \frac{f(0)}{k_1}$ (f es decreciente).

Ec. (9.19d) $\Rightarrow U_2 > \frac{u_1}{k_2}$, $u_1 \in [0, U_1] \Rightarrow U_2 > \frac{U_1}{k_2}$.

(Es decir, dadas f y k_1 , doy U_1 . Dada U_1 y k_2 , doy U_2 .)

EJERCICIO: El equilibrio determinado por las condiciones $u_1 = k_2 u_2$ y $f(u_2) = k_1 k_2 u_2$ pertenece a A .

EJERCICIO: Los autovalores alrededor de este equilibrio son ambos negativos, por lo tanto el equilibrio es siempre estable y no hay ciclos.

En dimensiones más altas es fácil generalizar esto:

$$U_1 > \frac{f(0)}{k_1}; \quad U_2 > \frac{U_1}{k_2}; \quad \dots \quad U_n > \frac{U_1}{k_1 k_2 \dots k_n} \quad (9.20)$$

y se encuentra que el equilibrio está dentro de A . Desafortunadamente no alcanza la inestabilidad del equilibrio para garantizar la existencia de un ciclo. En el ejercicio estudiamos uno de estos sistemas.

EJERCICIO: Sea el sistema:

$$\frac{du_1}{dt} = \frac{1}{1 + u_3^m} - k_1 u_1 \quad (9.21a)$$

$$\frac{du_2}{dt} = u_1 - k_2 u_2 \quad (9.21b)$$

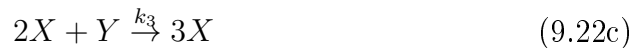
$$\frac{du_3}{dt} = u_2 - k_3 u_3. \quad (9.21c)$$

a) Verificar que para $m = 1$ no hay ciclos. b) Verificar que para $m > 8$ los ciclos son posibles. (a) puede hacerse analíticamente, usando las condiciones de Routh-Hurwitz para la $\text{Re}\lambda$.

9.2.1. Comportamiento cualitativo usando las nulclinas

9.2.2. Determinación del dominio de oscilaciones

En 2 dimensiones los ciclos límite pueden existir en sistemas que tengan reacciones por lo menos tri-moleculares (a alguien se le ocurre una explicación?). Bioquímicamente, esta situación es un poco irreal, ya que las reacciones químicas de tres moléculas simultáneas son muy raras, si no imposibles. Sin embargo, sistemas complicados y realistas pueden ser reducidos a modelos así, tri-moleculares, mediante simplificaciones, de manera que tienen su interés analítico. El sistema más sencillo de este tipo es el siguiente (modelo de Schnackenberg, ya visto en la sección bifurcaciones de Turing):



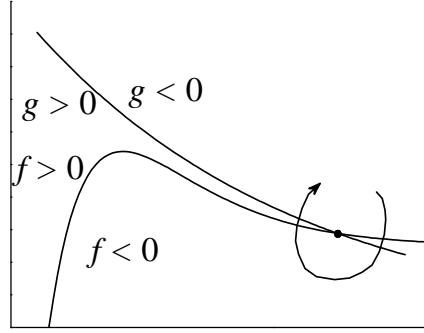
que da lugar al siguiente sistema adimensional:

$$\frac{du}{dt} = a - u + u^2 v \equiv f(u, v) \quad (9.23a)$$

$$\frac{dv}{dt} = b - u^2 v \equiv g(u, v) \quad (9.23b)$$

donde $u = [X]$, $v = [Y]$, $a, b > 0$.

Las nulclinas son de la forma:



Puede demostrarse que existe un conjunto confinado alrededor del equilibrio (lo supondremos), por lo tanto existen ciclos si el equilibrio es inestable.

Determinar el rango de a y b en el cual existen oscilaciones es siempre útil, y en este caso es también muy fácil. Lo haremos de dos maneras, una directa y otra “paramétrica” de aplicación más general, útil cuando la manera directa es insoluble. De todos modos, en general, se trata de una tarea que no se puede resolver analíticamente excepto en las reacciones más sencillas.

Método directo

Equilibrio:

$$f(u_0, v_0) = a - u_0 + u_0^2 v_0 = 0 \quad (9.24a)$$

$$g(u_0, v_0) = b - u_0^2 v_0 = 0 \Rightarrow u_0^2 v_0 = b \quad (9.24b)$$

$$\Rightarrow \text{en } f = 0 : \quad a - u_0 + b = 0 \Rightarrow \boxed{u_0 = a + b} \quad (9.25)$$

$$v_0 = \frac{b}{u_0^2} \Rightarrow \boxed{v_0 = \frac{b}{(a + b)^2}} \quad (9.26)$$

Estabilidad:

$$A = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -1 + 2u_0 v_0 & u_0^2 \\ -2u_0 v_0 & -u_0^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -1 + \frac{2b}{a+b} & (a+b)^2 \\ -\frac{2b}{a+b} & -(a+b)^2 \end{pmatrix} \quad (9.27)$$

$$\Rightarrow \text{tr} A = f_u + g_v = \frac{2b}{a+b} - 1 - (a+b)^2 = \frac{2b - a - b}{a+b} - (a+b)^2 = \boxed{\frac{b-a}{a+b} - (a+b)^2} \quad (9.28)$$

$$\det A = f_u g_v - f_v g_u = -\frac{b-a}{a+b}(a+b)^2 + \frac{2b}{a+b}(a+b)^2 = (a+b)(2b-b+a) = (a+b)^2 \quad (9.29)$$

Nodo o espiral inestable $\Leftrightarrow \operatorname{tr} A > 0 \Rightarrow$ frontera $\operatorname{tr} A = 0$

$$\Rightarrow \frac{b-a}{a+b} - (a+b)^2 = 0 \Rightarrow b-a = (a+b)^3. \quad (9.30)$$

Como se ve, hay que resolver una cúbica, lo cual es posible pero tedioso. Veamos el método paramétrico.

Método paramétrico

Consideremos a u_0 como un parámetro. Es decir, en lugar de calcular u_0 y v_0 como funciones de los parámetros, trato de mantener u_0 del lado derecho, y busco $v_0(u_0)$. , y determinamos a y b como funciones de u_0 . De (9.25):

$$b = u_0 - a \quad (9.31)$$

Y de (9.24b):

$$b = v_0 u_0^2 \quad (9.32)$$

Por lo tanto:

$$v_0 = \frac{u_0 - a}{u_0^2} \quad (9.33)$$

Entonces:

$$A = \begin{pmatrix} -1 + 2u_0 v_0 & u_0^2 \\ -2u_0 v_0 & -u_0^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - \frac{2a}{u_0} & u_0^2 \\ -2 - \frac{2a}{u_0} & -u_0^2 \end{pmatrix} \quad \text{por (9.33)} \quad (9.34)$$

Veamos sus propiedades:

$$\det A = -u_0^2 - 2au_0 + 2u_0^2 + 2au_0 = u_0^2 > 0 \quad \text{siempre} \quad (9.35)$$

$$\operatorname{tr} A = 1 - \frac{2a}{u_0} - u_0^2 > 0 \Rightarrow \boxed{a < \frac{(u_0^2 - 1)u_0}{2}} \quad (9.36)$$

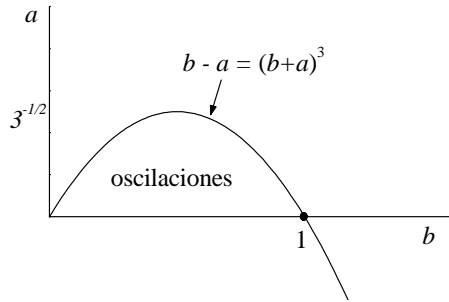
Ahora, de (9.31):

$$\begin{aligned} b = u_0 - a \Rightarrow b > u_0 - \frac{(u_0^2 - 1)u_0}{2} &= \frac{2u_0 - u_0(u_0^2 - 1)}{2} = \\ &= \frac{u_0(u_0^2 - 1 + 2)}{2} = \frac{u_0(u_0^2 + 1)}{2} \end{aligned} \quad (9.37)$$

Es decir:

$$\boxed{b > \frac{u_0(u_0^2 + 1)}{2}} \quad (9.38)$$

Vemos entonces que (9.36) y (9.38) definen la frontera de la región de oscilaciones de manera paramétrica. Es decir, $\forall u_0 > 0$ tengo pares (a, b) en la frontera (y sin haber hecho ninguna cuenta difícil).



En general, el requerimiento $\det A > 0$ no es automático, como fue en este caso, y la región queda determinada por las dos condiciones $\det A > 0$ y $\text{tr } A > 0$.

EJERCICIO: (Murray, Ej. 6.6) Sea el sistema *activador-inhibidor*:

$$\frac{du}{dt} = a - bu + \frac{u^2}{v} \quad (9.39a)$$

$$\frac{dv}{dt} = u^2 - v \quad (9.39b)$$

con $a, b > 0$. Dibujar las nulclinas, los signos de f y g , los signos de la matriz de estabilidad. ¿Existe un conjunto confinado? Muestre que la región donde hay oscilaciones está acotada por la curva $b = 2/(1 - a) - 1$.

Modificación: Reemplazar u^2/v por $\frac{u^2}{v(1-ku^2)}$ (inhibición por u) ($k > 0$). Dibuje las nulclinas. Muestre que la región de oscilaciones está definida por:

$$b = \frac{2}{u_0(1 + ku^2)^2} - 1 \quad (9.40a)$$

$$a = \frac{2}{(1 + ku^2)^2} - u_0 - \frac{1}{1 + ku_0^2} \quad (9.40b)$$

y dibuje. Indique cómo cambia este dominio con k .

EJERCICIO: (Strogatz, Ex. 7.3.2) Glicólisis:

$$\dot{x} = -x + ay + x^2y \quad (9.41a)$$

$$\dot{y} = b - ay - x^2y \quad (9.41b)$$

EJERCICIO: (Murray, Ej. 6.1+6.5) Brusselador.

9.3. Oscilaciones en reacciones químicas

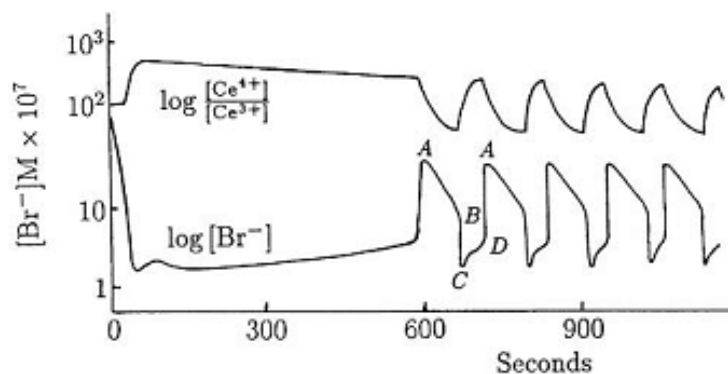
9.3.1. Reacción de Belousov-Zhabotinskii

Esta reacción, de oxidación del ácido cítrico por bromato, fue descubierta por el químico ruso Belousov en 1951, y descrita en un paper rechazado por el editor. Belousov estaba intentando recrear, en un modelo de laboratorio, el ciclo de Krebs del metabolismo celular. Mezcló ácido cítrico e iones de bromato en ácido sulfúrico, en presencia de Ce como catalizador, y observó asombrado que la mezcla cambiaba de color de manera cíclica durante más de una hora. Le rechazaron varias veces su artículo, y pudo apenas publicar un resumen en una conferencia de medicina en la URSS. Recién en 1961 Zhabotinskii, quien era estudiante de grado, descubrió la notita de Belousov, recreó la experiencia, y la presentó en una conferencia internacional en Praga, en una de las pocas oportunidades en que se encontraron los científicos de uno y otro lado de la Cortina de Hierro durante los años de la Guerra Fría.

Aunque se trata de un sistema químico, más que biológico, hoy en día se ha convertido en *el* prototipo de sistema oscilatorio. Se conocen y se comprenden en detalle prácticamente todas las reacciones involucradas, así como gran parte de diversos fenómenos espacio-temporales que exhibe. Nosotros estudiaremos aquí uno de los modelos cualitativos desarrollados para su estudio, y analizaremos su comportamiento temporal. En la segunda parte del curso verán algunos de los comportamientos espacialmente extendidos.

El mecanismo básico de la reacción consiste en la oxidación del ácido malónico, en un medio ácido, por iones de bromato (BrO_3^-), y catalizada por cerio, el cual tiene dos estados de oxidación: Ce^{3+} y Ce^{4+} . Se observan oscilaciones periódicas sostenidas en la concentración de cerio. Usando otros iones metálicos como tintura se observan dramáticos cambios de color en la solución.

(Película)



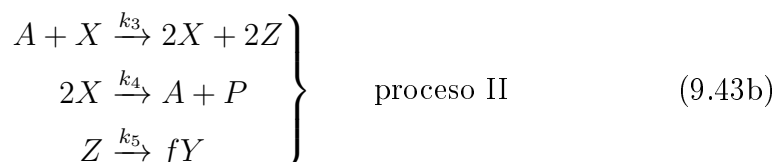
La reacción tiene básicamente dos partes, convencionalmente denominadas I y II, determinadas por la concentración de Br^- . Cuando $[Br^-]$ es alta, domina la parte I de la reacción, en la cual el Br^- se consume, y el cerio es principalmente Ce^{3+} . Al alcanzarse un umbral en la $[Br^-]$, ésta cae rápidamente a un nivel mucho más bajo, y el proceso II pasa a dominar. Durante esta etapa, el Ce^{3+} se convierte en Ce^{4+} , el cual reacciona para producir Br^- revirtiéndose al estado Ce^{3+} . Entonces aumenta la $[Br^-]$, y cuando es suficientemente grande, vuelve a dominar la fase I. La variación rápida de una de las concentraciones, en este caso la del bromato, es característica de los *osciladores de relajación*, que son osciladores en los cuales una parte del ciclo se recorre mucho más rápido que el resto. Este comportamiento sugiere una técnica analítica que veremos en breve.

El análisis químico permite identificar más de 20 reacciones elementales, de las cuales la mayoría son muy rápidas y se pueden eliminar del análisis, reteniendo cinco reacciones clave, con valores conocidos de las constantes de reacción, que capturan la esencia del fenómeno. Estas cinco reacciones involucran tres sustancias con concentración variable, y dos más con concentración constante. Este modelo de la reacción de Belousov-Zhabotinskii se conoce como *modelo de Field-Noyes*, y al sistema de ecuaciones cinéticas que lo describe, como *Oregonador*.

Las cinco sustancias del modelo de Field-Noyes son:



y las reacciones entre ellas son:



Las ecuaciones cinéticas correspondientes son:

COMPLETAR

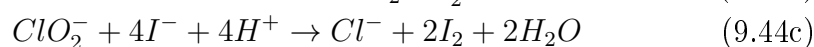
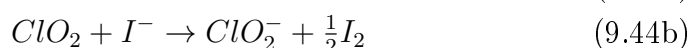
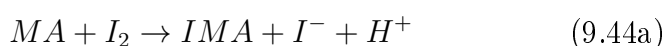
El comportamiento oscilatorio del sistema depende críticamente de los parámetros. Por ejemplo, si $k_5 = 0$ el bromuro y decae a cero y no hay oscilaciones.

ANÁLISIS DEL SISTEMA: COMPLETAR O REEMPLAZAR (ESTÁ EN EL MURRAY)

9.3.2. Reacción del Dióxido de Cloro - Iodo - ácido Malónico

Para simplificar el análisis, vamos a usar otra reacción, también oscilatoria, que admite un modelo de dos dimensiones y, por lo tanto, más sencillo de estudiar.

Este sistema, estudiado por Langyel et al. (1990), consiste en las siguientes reacciones y ecuaciones cinéticas, obtenidas experimentalmente:



$$\frac{d[I_2]}{dt} = -\frac{k_{1a}[MA][I_2]}{k_{1b} + [I_2]} \quad (9.45a)$$

$$\frac{d[ClO_2]}{dt} = -k_2[ClO_2][I^-] \quad (9.45b)$$

$$\frac{d[ClO_2^-]}{dt} = -k_{3a}[ClO_2^-][I^-][H^+] - k_{3b}[ClO_2^-][I_2] \frac{[I^-]}{u + [I^-]^2} \quad (9.45c)$$

Este sistema se puede integrar numéricamente, y tiene oscilaciones como las observadas en los experimentos. Pero es todavía un poco complicado para

el análisis. Para simplificarlo, los autores usaron una observación hecha en las simulaciones: tres de las concentraciones ($[MA]$, $[I_2]$ y $[ClO_2]$) varían mucho más lentamente que las de los productos intermedios, I^- y ClO_2^- , que cambian *varios órdenes de magnitud* en cada período. Entonces, aproximamos a las sustancias lentas con constantes. El modelo así simplificado, una vez adimensionalizado, es:

$$[I^-] : \quad \dot{x} = a - x - \frac{4xy}{1+x^2} \quad (9.46a)$$

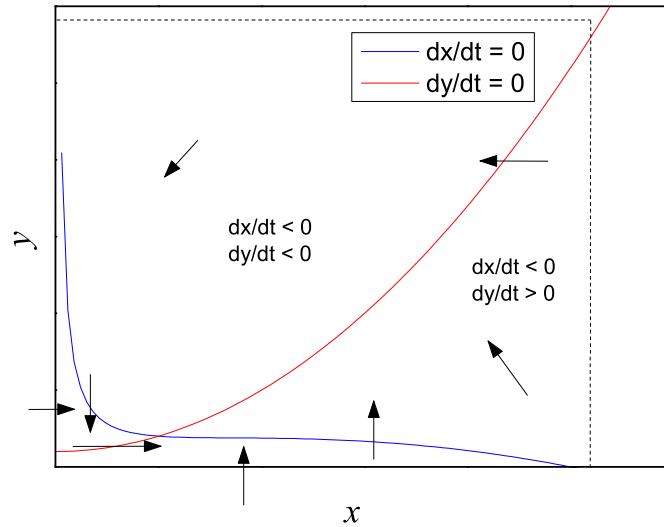
$$[ClO_2^-] : \quad \dot{y} = bx \left(1 - \frac{y}{1+x^2}\right) \quad (9.46b)$$

donde $a, b > 0$ son parámetros empíricos.

Nulclinas

$\dot{x} = 0$ en la curva $y = (a - x)(1 + x^2)/4x$.

$\dot{y} = 0$ en la parábola $y = 1 + x^2$.



La región señalada por línea de trazos atrapa el flujo, según indican las flechas. En su interior hay un punto fijo:

$$x^* = a/5 \quad (9.47a)$$

$$y^* = 1 + (x^*)^2 = 1 + (a/5)^2 \quad (9.47b)$$

Para aplicar el Teorema de Poincaré-Bendixson y mostrar que hay un ciclo, debemos ver que el punto fijo sea un repulsor (así podemos “recortarlo” de la región de atrapamiento).

El Jacobiano en (x^*, y^*) es:

$$A = \frac{1}{1 + (x^*)^2} \begin{pmatrix} 3(x^*)^2 - 5 & -4x^* \\ 2b(x^*)^2 & -bx^* \end{pmatrix} \quad (9.48)$$

Determinante y traza son:

$$\det A = \frac{5bx^*}{1 + (x^*)^2} > 0 \quad (\text{nunca una ensilladura}) \quad (9.49)$$

$$\text{tr } A = \frac{3(x^*)^2 - 5 - bx^*}{1 + (x^*)^2} \quad (9.50)$$

\Rightarrow es un repulsor si $\text{tr } A > 0 \Rightarrow b < b_c := 3a/5 - 25/a$. Cuando vale esta relación, aplicamos el Teorema y concluimos que existe una órbita cerrada dentro de la región de atrapamiento.

EJERCICIO: Integrar numéricamente el sistema y observar la bifurcación de Hopf.

La frecuencia de las oscilaciones para $b \lesssim b_c$ es la parte imaginaria de los autovalores:

$$\lambda^2 - \underset{(<0)}{\text{tr } A} \lambda + \underset{(>0)}{\det A} = 0 \quad \text{en } b = b_c \quad (9.51)$$

$$\Rightarrow \lambda = \pm i\sqrt{\det A}.$$

En b_c :

$$\det A = \frac{5b_c x^*}{1 + (x^*)^2} = \frac{5 \left(\frac{3a}{5} - \frac{25}{a} \right) \left(\frac{a}{5} \right)}{1 + (a/5)^2} = \frac{15a^2 - 625}{a^2 + 25} \quad (9.52)$$

$$\Rightarrow \omega \approx \sqrt{\det A}$$

$$T \approx 2\pi \sqrt{\frac{a^2 + 25}{15a^2 - 625}} \xrightarrow{a \rightarrow \infty} \frac{2\pi}{\sqrt{15}} \sim 1,63 \quad (9.53)$$

EJERCICIO: Hacer este gráfico integrando numéricamente y verificar.

9.3.3. Osciladores de relajación

Como dijimos, la reacción de Belousov-Zhabotinskii tiene características de oscilador de relajación. Es decir, existen dos escalas de tiempo, una de variación rápida y una de variación lenta, que se suceden en un período del ciclo. Vamos a estudiar un fenómeno de este tipo en otro oscilador prototípico: el oscilador de van der Pohl. Estos osciladores de relajación aparecen en una gran variedad de contextos, tales como la oscilación *stick-slip* de la cuerda del violín, el disparo de las neuronas, y la división celular.

Comenzamos entonces con el oscilador de van der Pohl *fuertemente no lineal*, correspondiente al régimen $\mu \gg 1$:

$$\ddot{x} + \mu(x^2 - 1)\dot{x} + x = 0 \quad (9.54)$$

En primer lugar, observemos que:

$$\ddot{x} + \mu\dot{x}(x^2 - 1) = \frac{d}{dt} \left(\dot{x} + \mu \left[\frac{x^3}{3} - x \right] \right) \quad (9.55)$$

Definimos:

$$F(x) = \frac{1}{3}x^3 - x \quad (9.56)$$

$$\omega = \dot{x} + \mu F(x) \quad (9.57)$$

con lo que van der Pohl se escribe:

$$\dot{\omega} = \ddot{x} + \mu\dot{x}(x^2 - 1) = -x \quad (9.58)$$

Reescribimos esta como:

$$\dot{x} = \omega - \mu F(x) \quad \text{de (9.57)} \quad (9.59a)$$

$$\dot{\omega} = -x \quad \text{de (9.58)} \quad (9.59b)$$

Ahora, hacemos un último cambio de variables:

$$y = \frac{\omega}{\mu} \quad (9.60)$$

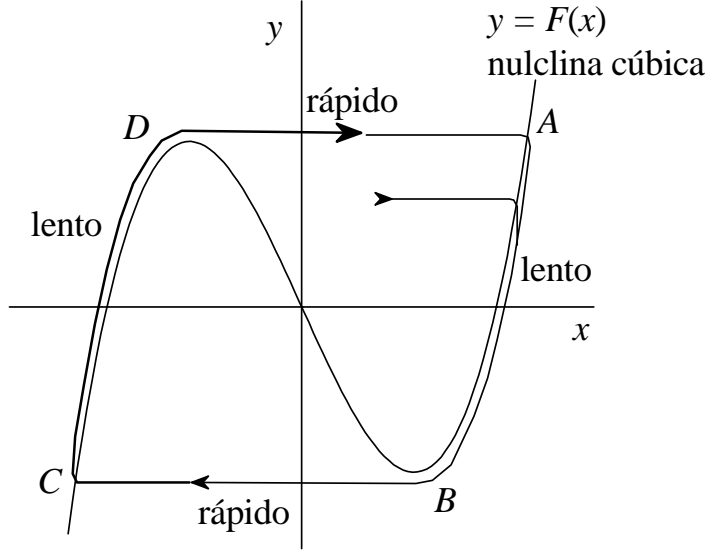
con lo cual el sistema queda:

$$\dot{x} = \mu[y - F(x)] \quad (9.61a)$$

$$\dot{y} = -\frac{1}{\mu}x \quad (9.61b)$$

donde vemos que las dos variables obedecen a ecuaciones que tienen órdenes temporales muy distintos, ya que $\mu \gg 1$.

Las trayectorias en el plano de fases (x, y) son



Justificación: pensemos en una condición inicial no muy cerca de la nulclina cúbica, $y - F(x) \sim O(1)$.

$$\left. \begin{array}{l} (9.61a) \Rightarrow |\dot{x}| \sim O(\mu) \gg 1 \\ (9.61b) \Rightarrow |\dot{y}| \sim O(1/\mu) \ll 1 \end{array} \right\} \Rightarrow \begin{array}{l} \text{trayectoria casi horizontal,} \\ \text{para un lado o para el otro,} \\ \Rightarrow \text{hacia la nulclina} \end{array}$$

\Rightarrow se acerca hasta que $y - F(x) \sim O(1/\mu^2) \Rightarrow |\dot{x}| \sim |\dot{y}| \sim O(1/\mu) \Rightarrow$ cruza la nulclina (verticalmente) y se mueve lentamente, a velocidad $O(1/\mu)$ hasta alcanzar la “rodilla” y “saltar” al otro lado. Los saltos requieren un tiempo $\Delta t \sim O(1/\mu)$ y las partes lentas un $\Delta t \sim O(\mu)$, que se ven claramente en la forma de las ondas $x(t)$:

El período T es esencialmente el tiempo requerido para recorrer las ramas lentas, y como son simétricas:

$$T = 2 \int_{t_A}^{t_B} dt \quad (9.62)$$

En las ramas lentas: $y \equiv F(x) \Rightarrow$

$$\Rightarrow \frac{dy}{dt} \equiv F'(x) \frac{dx}{dt} = (x^2 - 1) \frac{dx}{dt} \quad (9.63)$$

Y como

$$\frac{dy}{dt} = -\frac{x}{\mu} \quad (\text{por } 9.61b) \Rightarrow \frac{dx}{dt} = \frac{-x}{\mu(x^2 - 1)} \quad (9.64)$$

$$\Rightarrow dt = \frac{\mu(x^2 - 1)}{x} dx \text{ sobre una rama lenta} \quad (9.65)$$

Es fácil verificar que $x_a = 2$ y $x_B = 1 \Rightarrow$

$$\Rightarrow T \equiv 2 \int_2^1 \frac{-\mu(x^2 - 1)}{x} dx = 2\mu \left(\frac{x^2}{2} - \ln x \right) \Big|_1^2 = \mu(3 - 2 \ln 2) \quad (9.66)$$

que es $O(\mu)$, como esperábamos.

EJERCICIO: Mostrar que para el oscilador de van der Pohl con $\mu \gg 1$, $x_A = 2$ y $x_B = 1$.

EJERCICIO: Analice el modelo de la reacción $ClO_2 - I_2 - MA$ para $b \ll 1$ (es un oscilador de relajación). Dibuje el ciclo límite y estime su período.

9.4. Osciladores débilmente no lineales

Vamos a presentar una técnica para el estudio de osciladores llamados *débilmente no lineales*, cuya dinámica está descrita por:

$$\ddot{x} + x + \epsilon h(x, \dot{x}) = 0. \quad (9.67)$$

Vemos que los dos primeros términos constituyen un oscilador lineal. La parte no lineal está dada por una función h arbitraria suave. Este término no lineal está multiplicado por un parámetro de intensidad $0 \leq \epsilon \ll 1$, a diferencia del oscilador de relajación visto anteriormente.

Son ejemplos de esta clase de osciladores el oscilador de van der Pohl ($\ddot{x} + x + \epsilon(x^2 - 1)\dot{x} = 0$) y el oscilador de Duffing ($\ddot{x} + x + \epsilon x^3 = 0$).

El análisis que haremos va a explotar el hecho de que el oscilador está “cerca” de un oscilador armónico simple. Veremos que, al igual que en el oscilador de relajación, pero actúan a la vez, y no en secuencia. Para ver las dificultades de este tipo de problema vamos a intentar primero una técnica que parece sensata, pero que fracasa estrepitosamente.

Ya que ϵ es un parámetro pequeño, busquemos soluciones de (9.67) en forma de una serie de potencias de ϵ :

$$x(t, \epsilon) = x_0(t) + \epsilon x_1(t) + \epsilon^2 x_2(t) + \dots$$

con la esperanza de que el comportamiento relevante sea capturado por unos pocos (dos!) términos. Esta técnica, de *perturbaciones regulares*, a veces funciona, y otras veces no...

9.4.1. Ejemplo elemental. Fracaso de una solución perturbativa.

Para practicar y fijar ideas, analicemos el siguiente oscilador **lineal**, débilmente amortiguado:

$$\ddot{x} + 2\epsilon\dot{x} + x = 0, \quad (9.68)$$

con condiciones iniciales:

$$x(0) = 0, \quad (9.69a)$$

$$\dot{x}(0) = 1. \quad (9.69b)$$

Siendo un oscilador lineal, conocemos su solución exacta:

$$x(t, \epsilon) = \frac{1}{\sqrt{1 - \epsilon^2}} e^{-\epsilon t} \sin(\sqrt{1 - \epsilon^2} t). \quad (9.70)$$

Busquemos una solución perturbativa. Usamos $x = x_0 + \epsilon x_1 + \epsilon^2 x_2 \dots$ en (9.68):

$$\frac{d}{dt^2}(x_0 + \epsilon x_1 + \dots) + 2\epsilon \frac{d}{dt}(x_0 + \epsilon x_1 + \dots) + (x_0 + \epsilon x_1 + \dots) = 0. \quad (9.71)$$

Agrupamos potencias de ϵ :

$$(\ddot{x}_0 + x_0) + \epsilon(\ddot{x}_1 + 2\dot{x}_0 + x_1) + o(\epsilon^2) = 0. \quad (9.72)$$

La expresión (9.72) debe valer $\forall \epsilon$, entonces anulo los coeficientes de cada orden por separado:

$$o(1) : \ddot{x}_0 + x_0 = 0 \quad (\text{oscilador armónico}) \quad (9.73a)$$

$$o(\epsilon) : \ddot{x}_1 + 2\dot{x}_0 + x_1 = 0 \quad (9.73b)$$

$$o(\epsilon^2) : \dots \text{ignoramos} \quad (9.73c)$$

Vemos que el primer orden nos dice que el primer orden de la solución es la solución de un oscilador armónico. Usamos las condiciones iniciales:

$$\begin{aligned} x(0) = 0 = x_0(0) + \epsilon x_1(0) + \dots &\Rightarrow x_0(0) = 0 \\ &x_1(0) = 0 \end{aligned} \quad (9.74)$$

$$\begin{aligned} \dot{x}(0) = 1 = \dot{x}_0(0) + \epsilon \dot{x}_1(0) + \dots &\Rightarrow \dot{x}_0(0) = 1 \\ &\dot{x}_1(0) = 0 \end{aligned} \quad (9.75)$$

Ahora resolvemos orden por orden:

$o(1)$: es un oscilador armónico simple:

$$x_0(t) = \sin t \quad (9.76)$$

$o(\epsilon)$: es un oscilador armónico forzado con una fuerza sinusoidal que sale de (9.76):

$$\ddot{x}_1 + x_1 = -2\dot{x}_0 = -2\cos t \quad (9.77)$$

La presencia de una fuerza armónica nos dice que debemos esperar una resonancia:

$$\Rightarrow x_1(t) = -t \sin t, \quad (9.78)$$

nos da una amplitud que crece ilimitadamente!

En definitiva:

$$x(t, \epsilon) = \sin t - \epsilon t \sin t + o(\epsilon^2). \quad (9.79)$$

De hecho, si uno desarrolla la solución (9.70), obtiene este desarrollo en los dos primeros términos. Inclusive, el desarrollo es **convergente**. Es decir, para un dado t , (9.79) es una buena aproximación para un ϵ suficientemente chico ($\epsilon t \ll 1$ de modo que $o(\epsilon^2 t^2)$ sea despreciable). ¡El problema es que a uno le interesa, en cambio, ϵ fijo, no t fijo! En tal caso, la aproximación funcionaría bien para todo $t \ll o(1/\epsilon)$. Obsérvese la figura.

FIGURA OSCILACIONES AMORTIGUADAS Y SOLUCION PERTURBATIVA

Identifiquemos los problemas asociados con este fracaso.

Problema 1. La solución (9.70) tiene **dos escalas de tiempo**: una rápida $t \sim o(1)$ en la senoide, y una lenta $t \sim o(1/\epsilon)$ en la exponencial decreciente que modula la amplitud. La solución perturbativa representa incorrectamente la escala lenta. De hecho, sugiere que la amplitud crece en una escala $t \sim o(1)$. La causa de esto es el desarrollo $e^{-\epsilon t} = 1 - \epsilon t + o(\epsilon^2 t^2)$, que a orden ϵ parece **crecer** con el tiempo. Matemáticamente no hay sin embargo ningún problema: todo se corrige agregando todos los términos del desarrollo, ya que es convergente. Desde un punto de vista práctico, sin embargo, esto no nos sirve de nada, ya que lo que buscamos es una solución que funcione bien con unos pocos términos.

Problema 2. La frecuencia en (9.70) es $\omega = \sqrt{1 - \epsilon^2} \approx 1 - 1/2\epsilon^2$, que difiere de $\omega = 1$ de (9.79). Vemos que el error se acumulará de manera significativa en una escala de tiempo adicional, $\sim o(1/\epsilon^2)$.

9.4.2. Dos escalas temporales

Vamos a intentar otra aproximación al problema, incorporando las dos escalas de tiempo en el análisis (en general, es posible hacer esto con **múltiples** escalas de tiempo).

Sean:

$$\tau = t, \quad \text{escala rápida, } o(1) \quad (9.80)$$

$$T = \epsilon t, \quad \text{escala lenta, } o(\epsilon) \quad (9.81)$$

Y las consideraremos como si fueran **variables independientes**. Hay gente a la que le repugna hacer esto, pero en fin, funciona, y no es éste el lugar para discutirlo.

Desarrollamos la solución en potencias de ϵ :

$$x(t, \epsilon) = x_0(\tau, T) + \epsilon x_1(\tau, T) + o(\epsilon^2). \quad (9.82)$$

Calculamos las derivadas con la Regla de la Cadena:

$$\dot{x} = \frac{dx}{dt} = \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial T} \frac{\partial T}{\partial \tau} = \frac{\partial x}{\partial \tau} + \epsilon \frac{\partial x}{\partial T} \quad (9.83)$$

ya que $T = \epsilon \tau$. Vemos que la variación de x es $o(1)$ en la escala τ y $o(\epsilon)$ en la escala T .

Con esto tenemos, en la solución perturbativa:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \partial_\tau(x_0 + \epsilon x_1) + \epsilon \partial_T(x_0 + \epsilon x_1) \\ &= \partial_\tau x_0 + \epsilon(\partial_T x_0 + \partial_\tau x_1) + o(\epsilon^2), \end{aligned} \quad (9.84)$$

$$\ddot{x} = \partial_{\tau\tau} x_0 + \epsilon(\partial_{\tau\tau} x_1 + 2\partial_{T\tau} x_0) + o(\epsilon^2). \quad (9.85)$$

Apliquemos esta solución perturbativa, de manera ilustrativa, en el oscilador amortiguado $\ddot{x} + 2\epsilon\dot{x} + x = 0$, $x(0) = 0$, $\dot{x}(0) = 1$ que analizamos antes mediante perturbaciones regulares. Obtenemos:

$$\partial_{\tau\tau} x_0 + \epsilon(\partial_{\tau\tau} x_1 + 2\partial_{T\tau} x_0) + 2\epsilon\partial_\tau x_0 + x_0 + \epsilon x_1 + o(\epsilon^2) = 0. \quad (9.86)$$

Juntando los órdenes de ϵ :

$$o(1) : \partial_{\tau\tau} x_0 + x_0 = 0, \text{ oscilador simple en la escala rápida} \quad (9.87a)$$

$$o(\epsilon) : \partial_{\tau\tau} x_1 + 2\partial_{T\tau} x_0 + 2\partial_\tau x_0 + x_1 = 0, \text{ conteniendo las dos escalas} \quad (9.87b)$$

De (9.87a) obtenemos de inmediato:

$$x_0 = A \sin \tau + B \cos \tau, \quad (9.88)$$

donde A y B son funciones (“lentas”) de T . Usando (9.88) en (9.87b):

Aparte:

$$\partial_\tau(A \sin \tau + B \cos \tau) = +A \cos \tau - B \sin \tau$$

$$\partial_{T\tau}x_0 = +A' \cos \tau - B' \sin \tau$$

$$\begin{aligned}\partial_{\tau\tau} &= -2(\partial_{T\tau}x_0 + \partial_\tau x_0) \\ &= -2[A' \cos \tau - B' \sin \tau + A \cos \tau - B \sin \tau] \\ &= -2(A' + A) \cos \tau + 2(B' + B) \sin \tau\end{aligned}\tag{9.89}$$

Nuevamente vemos, en (9.89), una ecuación de un oscilador armónico con una fuerza resonante, que dará lugar a términos seculares de tipo $\tau \sin \tau$, **que es lo que queremos evitar!** Pero ahora tenemos A y B indeterminados, y los usamos para anular los términos resonantes! Es decir, hacemos:

$$A' + A = 0 \Rightarrow A(T) = A(0) e^{-T},\tag{9.90}$$

$$B' + B = 0 \Rightarrow B(T) = B(0) e^{-T},\tag{9.91}$$

donde $A(0)$ y $B(0)$ las obtenemos de las condiciones iniciales. Vemos que la variación de A y de B es una exponencial en la “escala lenta”.

Veamos entonces las condiciones iniciales:

$$x(0) = 0 = x_0(0, 0) + \epsilon x_1(0, 0) + o(\epsilon^2)\tag{9.92}$$

$$\Rightarrow x_0(0, 0) = 0\tag{9.93}$$

$$x_1(0, 0) = 0\tag{9.94}$$

Además:

$$\dot{x}(0) = 1 = \partial_\tau x_0(0, 0) + \epsilon(\partial_{T\tau}x_0(0, 0) + \partial_\tau x_1(0, 0)) + o(\epsilon^2)\tag{9.95}$$

$$\Rightarrow \partial_\tau x_0(0, 0) = 1\tag{9.96}$$

$$\partial_{T\tau}x_0(0, 0) + \partial_\tau x_1(0, 0) = 0\tag{9.97}$$

$$\text{De: } \left. \begin{array}{l} x_0 = A \sin \tau + B \cos \tau \\ x_0(0, 0) = 0 \end{array} \right\} \Rightarrow B(0) = 0 \Rightarrow B(T) = 0\tag{9.98}$$

$$\text{De: } \left. \begin{array}{l} x_0 = A \sin \tau \\ \partial_\tau x_0(0, 0) = 1 \end{array} \right\} \Rightarrow A(0) = a \Rightarrow A(T) = e^{-T} \quad (9.99)$$

Por lo tanto:

$$x_0(\tau, T) = e^{-T} \sin \tau \quad (9.100)$$

Y finalmente: $x = e^{-T} \sin \tau + o(\epsilon) \Rightarrow$

$$\boxed{x(t) = e^{-\epsilon t} \sin t + o(\epsilon)} \quad (9.101)$$

Si queremos ir al orden siguiente hay que resolver x_1 , o introducir una escala de tiempo super-lenta $\mathcal{T} = \epsilon^\infty \sqcup$, que nos dará el corrimiento en frecuencia, que ocurre en esa escala temporal. Pero el gráfico muestra la excelente aproximación a este orden:

FIGURA CON SOLUCION EXACTA Y SOLUCION A DOS ESCALAS TEMPORALES.

9.4.3. Two-timescales analysis of a nonlinear system

Pasemos a un ejemplo no-lineal, del cual no conozcamos la solución exacta. Analicemos una vez más el oscilador de van der Pohl. Vamos a calcular la amplitud y la frecuencia de las oscilaciones. Tenemos:

$$\ddot{x} + x + \epsilon(x^2 - 1)\dot{x} = 0. \quad (9.102)$$

Aplicando el mismo ansatz que en la sección anterior obtenemos el equivalente de las Ecs. (9.87a, 9.87b):

$$o(1) : \partial_{\tau\tau} x_0 + x_0 = 0, \text{ oscilador armónico simple} \quad (9.103)$$

$$o(\epsilon) : \partial_{\tau\tau} x_1 + x_1 = -2\partial_{T\tau} x_0 - (x_0^2 - 1)\partial_\tau x_0. \quad (9.104)$$

$$\Rightarrow x_0 = A(T) \sin \tau + B(T) \cos \tau \quad \text{de (9.103)} \quad (9.105)$$

$$= r(T) \cos(\tau + \phi(T)) \quad \text{amplitud y fase rápidas} \quad (9.106)$$

Ahora, con (9.106) en (9.103):

$$\begin{aligned} \partial_{\tau\tau} x_1 + x_1 = & -2[r' \sin(\tau + \phi) + r\phi' \cos(\tau + \phi) \\ & - r \sin(\tau + \phi)[r^2 \cos^2(\tau + \phi) - 1], \end{aligned} \quad (9.107)$$

donde vemos que, además de los término obvios de resonancia (primera línea), hay términos resonantes en la segunda línea, de la forma:

$$\sin(\tau + \phi) \cos^2(\tau + \phi) = \frac{1}{4}[\sin(\tau + \phi) + \sin 3(\tau + \phi)]$$

de modo que nos queda:

$$\begin{aligned} \partial_{\tau\tau} x_1 + x_1 = & \left[-2r' + r - \frac{1}{4}r^3\right] \sin(\tau + \phi) \\ & - 2r\phi' \cos(\tau + \phi) - \frac{1}{4}r^3 \sin 3(\tau + \phi). \end{aligned} \quad (9.108)$$

Anulamos ahora los términos resonantes:

$$-2r' + r - \frac{1}{4}r^3 = 0 \quad (9.109)$$

$$-2r\phi' = 0 \quad (9.110)$$

Primero, de (9.109):

$$r' = \frac{1}{2}r(4 - r^2) \Rightarrow \begin{cases} r^* = 0 & \text{inestable} \\ r^* = 2 & \text{estable} \end{cases} \quad (9.111)$$

$$\begin{aligned} \Rightarrow r(T) \xrightarrow{T \rightarrow \infty} 2. \\ \text{Ahora (9.110)} \Rightarrow \phi' = 0 \Rightarrow \phi(T) = \phi_0 \end{aligned} \left. \vphantom{\begin{aligned} \Rightarrow r(T) \xrightarrow{T \rightarrow \infty} 2. \\ \text{Ahora (9.110)} \Rightarrow \phi' = 0 \Rightarrow \phi(T) = \phi_0 \end{aligned}} \right\} \Rightarrow x_0(\tau, T) \xrightarrow{T \rightarrow \infty} 2 \cos(\tau + \phi_0) \quad (9.112)$$

Luego:

$$\begin{aligned} x(t) & \xrightarrow{t \rightarrow \infty} 2 \cos(t + \phi_0) + o(\epsilon) \\ \Rightarrow & \boxed{\text{ciclo límite de radio } 2 + o(\epsilon)} \end{aligned} \quad (9.113)$$

Para la frecuencia: $\Theta = t + \phi(T)$

$$\Rightarrow \omega = \frac{d\Theta}{dt} = 1 + \frac{d\phi}{dT} \frac{dT}{dt} = 1 + \epsilon\phi' = \boxed{1 + o(\epsilon^2)}. \quad (9.114)$$

Observaciones:

El tratamiento completamente general a veces se llama *método de los promedios* (Guckenheimer-Holmes, por ejemplo). Para funciones h genéricas (pero periódicas) se pone un desarrollo de Fourier de h , y las ecuaciones que anulan las resonancias tienen promedios de h en un ciclo, del tipo:

$$r' = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} h(\theta) \sin \theta d\theta \equiv \langle h \sin \theta \rangle. \quad (9.115)$$

Validez: x_0 es una buena aproximación ($o(\epsilon)$) de x para tiempos hasta $t \sim o(1/\epsilon)$ (si x y x_0 tienen las mismas condiciones iniciales). Si x es *periódica* la aproximación vale *para todo* t .

Ejercicio: Note el término armónico superior en el ejemplo. La generación de armónicos superiores es característica de los sistemas no lineales. Resuelva x_1 , suponiendo condiciones iniciales $x(0) = 2$, $\dot{x}(0) = 0$, para encontrar el efecto de este término.

En el libro de Strogatz hay más ejemplos y ejercicios.

Capítulo 10

Sistemas de osciladores acoplados

10.1. Conjuntos de osciladores de fase idénticos

En general, la evolución temporal de una población de osciladores acoplados puede ser descripta matemáticamente por un modelo del tipo:

$$\underbrace{\dot{\vec{r}}_i = \vec{f}_i(\vec{r}_i)}_{\text{Evol. libre}} + \underbrace{\sum_{j=1}^N U_{ij}(\vec{r}_i, \vec{r}_j)}_{\text{Interacción}}, \quad i = 1 \dots N. \quad (10.1)$$

La variable de estado \vec{r} es un vector multidimensional, con una componente para cada elemento i del sistema de N elementos. Las funciones f_i son tales que la solución de la ecuación elemental (sin interacciones) es periódica (o se aproxima a un ciclo límite).

Para osciladores arbitrarios el problema es muy complicado, de manera que conviene utilizar una descripción fenomenológica basada en *osciladores de fase*. Estos son un modelo simplificado de un elemento con dinámica periódica, cuyo movimiento colectivo provee una representación tratable de los fenómenos de sincronización.

La representación simplificada consiste en usar, para cada elemento, una variable de **fase** $\phi(t)$, que varía como $\phi(t) = \omega t + \phi(0)$ y que, al alcanzar el valor 2π , se resetea a 0 (ver Winfree). La ecuación de movimiento de cada oscilador de fase es, entonces, sencillamente:

$$\dot{\phi} = \omega \quad \leftarrow \text{frecuencia natural} \quad (10.2)$$

Un *ensemble* o *sistema* de osciladores de fase en interacción es entonces:

$$\dot{\phi}_i = \omega_i + \sum_{j=1}^N F_{ij}(\phi_i, \phi_j), \quad i = 1 \dots N, \quad (10.3)$$

donde las funciones F son doblemente 2π -periódicas, $F_{ij}(\phi_i + 2\pi n_i, \phi_j + 2\pi n_j) = F_{ij}(\phi_i, \phi_j)$, $n_i, n_j \in \mathbb{Z}$.

Si F_{ij} depende sólo de la *diferencia* de fases, $F_{ij} = F_{ij}(\phi_i - \phi_j)$, el sistema es invariante bajo la transformación $\phi_i \rightarrow \phi_i + \phi_0(t)$, $\omega_i \rightarrow \omega_i + \dot{\phi}_0(t)$, con $\phi_0(t)$ arbitraria.

10.1.1. Caso sencillo: dos osciladores

Comencemos con el caso sencillo de dos osciladores:

$$\dot{\phi}_1 = \omega_1 + F_{12}(\phi_1, \phi_2) \quad (10.4a)$$

$$\dot{\phi}_2 = \omega_2 + F_{21}(\phi_1, \phi_2) \quad (10.4b)$$

y supongamos que la interacción es antisimétrica o impar:

$$F_{12}(\phi_1, \phi_2) = -F_{21}(\phi_1, \phi_2) = \frac{k}{2} \sin(\phi_2 - \phi_1). \quad (10.5)$$

donde k es la **intensidad del acoplamiento**. Tenemos que si $k > 0$ la interacción es atractiva, y si $k < 0$ es repulsiva.

Las ecuaciones de las fases son:

$$\dot{\phi}_1 = \omega_1 + \frac{k}{2} \sin(\phi_2 - \phi_1) \quad (10.6a)$$

$$\dot{\phi}_2 = \omega_2 + \frac{k}{2} \sin(\phi_1 - \phi_2) \quad (10.6b)$$

Definimos variables suma y diferencia de fases:

$$\rho = \phi_1 + \phi_2 \quad (10.7a)$$

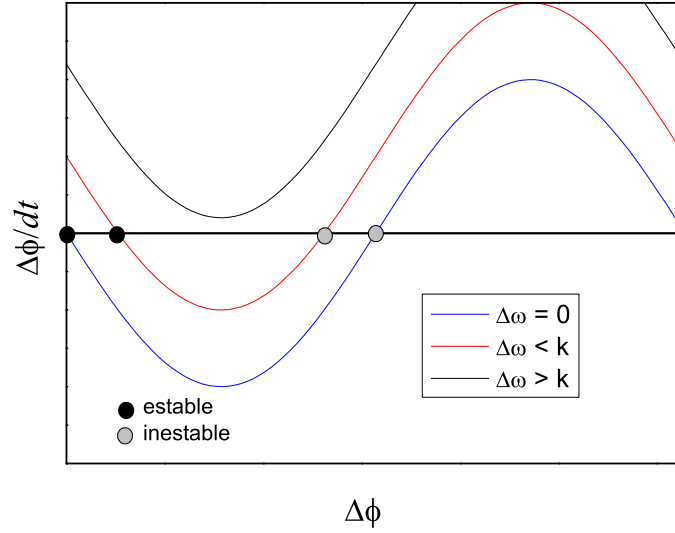
$$\Delta\phi = \phi_2 - \phi_1 \quad (10.7b)$$

con las cuales las ecuaciones resultan:

$$\dot{\rho} = \omega_1 + \omega_2 \quad (10.8a)$$

$$\dot{\Delta\phi} = \underbrace{\Delta\omega}_{\omega_2 - \omega_1} - k \sin \Delta\phi. \quad (10.8b)$$

Vemos en (10.8a) que la suma de las fases crece uniformemente con frecuencia suma: $\rho = \rho(0) + (\omega_1 + \omega_2)t$. La diferencia de las fases, por su parte, tiene un comportamiento más sutil, como se ve en la figura.



Podemos ver en el gráfico que cuando las frecuencias naturales son iguales, $\Delta\omega = 0$, tenemos tres puntos fijos (equivalentes a dos): $\Delta\phi = 0$, π y 2π ($=0$). El primero es estable, y el segundo inestable (si $k > 0$, interacción atractiva). En este caso, asintóticamente, los dos osciladores alcanzan un estado de **sincronización total**: $\phi_1(t) = \phi_2(t) = \Omega t$, con $\Omega = \omega_1 = \omega_2$.

Si la interacción es repulsiva, $k < 0$, la estabilidad de los equilibrios es al revés, y $\Delta\phi = \pi$ es estable. En este caso: $\phi_1(t) = \Omega t$, $\phi_2(t) = \Omega t + \pi$. (Este caso no está en la figura.)

Si la interacción es positiva, pero con $\omega_1 \neq \omega_2$, hay dos situaciones posibles, caracterizadas por $\Delta\omega \leq k$. Veámoslos por separado.

Si $\Delta\omega < k$, hay también dos puntos fijos, uno estable y uno inestable. Los osciladores no alcanzan la sincronización total, pero alcanzan un estado, llamado **sincronización de frecuencia** (phase-locking), en el que se mueven con la misma frecuencia, con un valor “de compromiso”:

$$\dot{\Delta\phi} = 0 \Rightarrow \dot{\phi}_2 = \dot{\phi}_1 = \omega_1 + \frac{k}{2} \sin \Delta\phi^*, \quad (10.9)$$

y con

$$\sin \Delta\phi^* = \frac{\omega_2 - \omega_1}{k} \quad (10.10)$$

nos queda

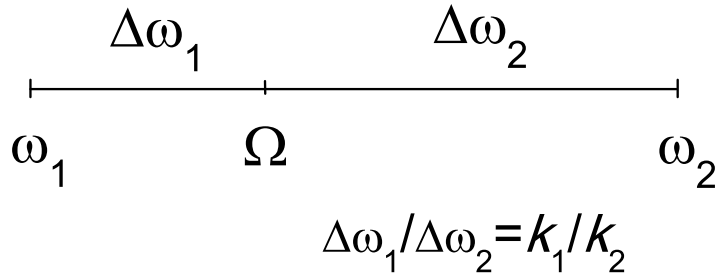
$$\dot{\phi}_1 = \omega_1 + \frac{k}{2} \frac{\omega_2 - \omega_1}{k} = \omega_1 + \frac{\omega_2}{2} - \frac{\omega_1}{2} = \boxed{\frac{\omega_1 + \omega_2}{2} = \Omega} \quad (10.11)$$

En general, si las intensidades de acoplamiento mutuo son distintas, se tiene:

$$\dot{\phi}_1 = \omega_1 + k_1 \sin(\phi_2 - \phi_1) \quad (10.12a)$$

$$\dot{\phi}_2 = \omega_2 + k_2 \sin(\phi_1 - \phi_2) \quad (10.12b)$$

$$\Rightarrow \Omega = \frac{k_1 \omega_2 + k_2 \omega_1}{k_1 + k_2}. \quad (10.13)$$



En el estado de sincronización de frecuencia, las mismas evolucionan como:

$$\phi_1(t) = \Omega t \quad (10.14a)$$

$$\phi_2(t) = \Omega t + \arcsin \frac{\Delta\omega}{k}. \quad (10.14b)$$

Finalmente, si $\Delta\omega > k$, las frecuencias naturales son muy distintas y el acoplamiento no es capaz de lograr ninguna sincronización: se tiene un **movimiento incoherente**. La diferencia de fase crece de la forma

$$\Delta\phi(t) = 2 \arctan \left\{ \frac{k}{\Delta\omega} + \sqrt{1 - \frac{k^2}{\Delta\omega^2}} \tan \left[\frac{\sqrt{\Delta\omega^2 - k^2}}{2} (t - t_0) \right] \right\} \quad (10.15)$$

con

$$t_0 = \frac{2}{\sqrt{\Delta\omega^2 - k^2}} \arctan \left\{ \frac{k - \Delta\omega \tan[\Delta\phi(0)/2]}{\sqrt{\Delta\omega^2 - k^2}} \right\}. \quad (10.16)$$

Obsérvese que esta diferencia de fase se puede escribir como

$$\sqrt{\Delta\omega^2 - k^2}t + \tilde{\phi}(t) \leftarrow \text{función periódica}, \quad (10.17)$$

es decir, $\Delta\phi$ crece linealmente en promedio, indicando la imposibilidad de sincronizarse.

En este estado las fases evolucionan como:

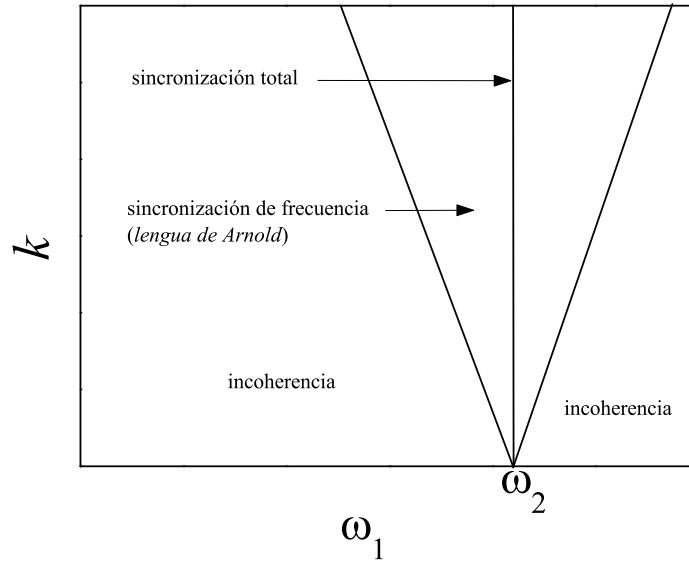
$$\phi_1(t) = \frac{1}{2}(\omega_1 + \omega_2 + \frac{1}{2}\tilde{\phi}_0(t) + \phi_1(0)) \quad (10.18a)$$

$$\phi_2(t) = \text{idem} + \phi_2(0) \quad (10.18b)$$

con $\tilde{\phi}_0(t) = \tilde{\phi}(t) - \tilde{\phi}(0)$.

FIGURAS: CUATRO PANELES CON PHI VS T

Un diagrama de fases cmpleto de este sistema muestra los tres tipos de movimiento:



Ejercicio: Considere el sistema:

$$\dot{\phi}_1 = \omega_1 + k_1 \sin(\phi_2 - \phi_1) \quad (10.19a)$$

$$\dot{\phi}_2 = \omega_2 + k_2 \sin(\phi_1 - \phi_2). \quad (10.19b)$$

Encuentre una cantidad conservada. (Pista: despeje $\sin(\phi_2 - \phi_1)$ de dos maneras.)

Encuentre el “winding number”

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{\phi_1(\tau)}{\phi_2(\tau)}$$

analíticamente.

REVISAR LO QUE SIGUE, SI ES UNA PISTA O PARTE DE LA DEMOSTRACION.

Pista: evalúe los promedios a tiempos largos $\langle \frac{d\rho}{dt} \rangle$ y $\langle \frac{d\Delta\phi}{dt} \rangle$.

$$\langle f \rangle = \lim_{T \rightarrow \infty} \int_0^T f(\tau) d\tau.$$

ACá HAY UN ERROR, CORREGIR.

$$|1 - \omega| < |2k| \Rightarrow \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{\phi_1}{\phi_2} = \frac{1 + \omega + \omega_\phi}{1 + \omega + \omega_\phi}$$

con $\omega_\phi = \sqrt{(1 - \omega)^2 - 4k^2}$. Si $|1 - \omega| \leq |2k| \Rightarrow$ sincronización de frecuencia y $\lim_{\tau \rightarrow \infty} \phi_1/\phi_2 = 1$.

10.2. Acoplamiento global

Los osciladores pueden estar acoplados a unos pocos vecinos (tal como los que dan origen a las oscilaciones neuro-musculares en el intestino), o a todos los demás en una comunidad (como las células del nodo sino-atrial, el marcapasos del corazón, que tiene unos 10 mil osciladores).

Consideremos ahora un ensemble de osciladores de fase, para los cuales $F_{ij}(\phi_i, \phi_j) = F(\phi_i, \phi_j)$, y en particular:

$$\dot{\phi}_i = \omega_i + \frac{k}{N} \sum_{j=1}^N \sin(\phi_j - \phi_i) \quad (10.20)$$

donde vemos que k/N es la constante de interacción. Desarrollando el seno tenemos:

$$\dot{\phi}_i = \omega_i + k[\langle \sin \phi \rangle \cos \phi_i - \langle \cos \phi \rangle \sin \phi_i] \quad (10.21)$$

donde los corchetes angulares denotan promedios sobre el sistema. Esta ecuación se puede escribir formalmente como:

$$\dot{\phi}_i = \omega_i + k\sigma \sin(\Phi - \phi_i) \quad (10.22)$$

usando la definición del siguiente *parámetro de orden*:

$$\sigma(t)e^{i\Phi} = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N e^{i\phi_j}. \quad (10.23)$$

La figura permite apreciar claramente el significado de este parámetro de orden complejo.

FIGURA: PARAMETRO DE ORDEN EN EL CIRCULO

Tenemos entonces el problema de resolver (10.22) para cada oscilador, cada uno con su fase inicial, y para $\sigma(t)$ y $\Phi(t)$ arbitrarias, y de resolver σ y Φ de manera autoconsistente dada la definicion (10.23).

En primer lugar, consideremos osciladores idénticos, $\omega_i = \omega$, y pongamos $\omega = 0$ gracias a la simetría del sistema:

$$\dot{\phi}_i = \frac{k}{N} \sum_{j=1}^N \sin(\phi_j - \phi_i). \quad (10.24)$$

Nótese que la intensidad del acoplamiento, k , fija la constante de tiempo del sistema.

Una solución estacionaria es $\phi_i = \phi^* \forall i$, arbitrario. En consecuencia $F(\phi^*, \phi^*) = 0$, y la interacción no juega ningún rol en este estado. Como $\omega_i = 0$, la oscilación cesa. Es un estado de **sincronización total**, que se alcanza dinámicamente si es estable:

$$\phi_i(t) = \phi^* + \delta\phi_i(t) \quad (10.25a)$$

$$\delta\phi_i \ll 1 \quad \forall i \quad (10.25b)$$

$$\Rightarrow \quad \delta\dot{\phi}_i = -k\delta\phi_i + \frac{k}{N} \sum_{j=1}^N \delta\phi_j. \quad (10.26)$$

Tenemos estabilidad si y solo si

$$A_{ij} = \frac{k}{N}(1 - N\delta_{ij}) \quad (10.27)$$

tiene todos sus autovalores con partes reales no positivas.

Esta matriz tiene un autovalor $\lambda_1 = 0$ (por ejemplo, sumar toda una columna da 0), con autovector $(1, 1 \dots 1)$, correspondiente a la invariancia del sistema ante una rotación de todas las fases en una constante (el autovalor $(1, 1 \dots 1)$ en el espacio de las desviaciones de las fases $\delta\phi$, se llama *longitudinal*). El resto de los autovalores se llaman *transversales*, y sus autovalores

son $\lambda_2 = \lambda_3 = \dots = \lambda_N = -k$. Esto garantiza la estabilidad lineal si $k > 0$. La resolución numérica muestra que, además, es globalmente estable.

Ejercicio: Resolver numéricamente (10.28), con $k = 1$ y $\phi_i(0) \in [0, 2\pi)$ uniformemente distribuidas. Graficar en un anillo.

Además del estado de sincronización total, el sistema (10.28) tiene muchos otros estados estacionarios, soluciones de

$$\sum_{j=1}^N \sin(\phi_j - \phi_i) = 0, \quad i = 1 \dots N. \quad (10.28)$$

Para $k > 0$ todos ellos son inestables. Sin embargo, pueden volverse estables para interacciones repulsivas, $k < 0$, cuando la sincronización total es inestable. En estos estados las fases se acerca asintóticamente a valores fijos, uniformemente distribuidos en $[0, 2\pi)$, y las frecuencias convergen a la frecuencia natural común a todos los osciladores.

10.3. Clustering

Se llama **clustering** a un régimen de evolución colectiva en el que el ensemble de elementos dinámicos se separa en dos o más grupos (*clusters*), dentro de cada uno de los cuales todos los elementos se sincronizan y sus órbitas coinciden. Clustering es posible en sistemas de osciladores de fase cuando la interacción es más complicada que $\sin(\phi_j - \phi_i)$. Consideremos:

$$\dot{\phi}_i = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N F(\phi_j - \phi_i) \quad (10.29)$$

con F periódica, pero ahora con contribución de armónicos superiores:

$$F(\phi) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n \sin(n\phi) + B_n \cos(n\phi). \quad (10.30)$$

El análisis de estabilidad de los estados de M clusters puede llevarse a cabo cuando los clusters son iguales, de tamaño N/M .

La Ec. (10.29) tiene una solución con los elementos segregados en clusters idénticos si todos ellos se mueven con la misma frecuencia colectiva y sus fases están equiespaciadas en $[0, 2\pi)$. La expresión:

$$\text{fase del cluter } m \leftarrow \Phi_m = \Omega t + \frac{2\pi m}{M} \quad (10.31)$$

es una solución de (10.29) si

$$\Omega = \frac{1}{M} \sum_{m=1}^M F\left[\frac{2\pi}{M}(m-1)\right] \quad (10.32)$$

$$= \frac{1}{M} \sum_{m=1}^M B_{nM} \text{ en términos de los coef. de Fourier} \quad (10.33)$$

donde nM es el producto $n \times M$. Nótese que sólo aparecen los armónicos de orden M .

Estudiemos la estabilidad de esta solución. Las desviaciones son:

$$\phi_i = \Phi_m + \delta\phi_i(t). \quad (10.34)$$

Linealizando, tenemos la matriz de $m \times M$ bloques:

$$A = \begin{bmatrix} \alpha I - \beta_0 U & -\beta_1 U & -\beta_2 U & \dots & -\beta_1 U \\ -\beta_{M-1} U & \alpha I - \beta_0 U & -\beta_1 U & \dots & -\beta_{M-2} U \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \boxed{-\beta_1 U} & \dots & \dots & \dots & \alpha I - \beta_0 U \end{bmatrix} \quad (10.35)$$

donde cada bloque, como el recuadrado, tiene $N/M \times N/M$, I es la identidad, y U es una matriz de unos. Además:

$$\alpha = \frac{1}{M} \sum_{m=1}^M F'\left[\frac{2\pi}{M}(m-1)\right] \quad (10.36)$$

$$\beta_k = \frac{1}{M} F'\left(-\frac{2\pi k}{M}\right), \quad k = 0 \dots M. \quad (10.37)$$

La matriz A tiene M autovalores no degenerados:

$$\lambda_p = \frac{1}{M} \sum_{k=0}^{M-1} F'\left(\frac{2\pi k}{M}\right) (1 - e^{\frac{-2\pi i k p}{M}}), \quad p = 0 \dots M-1 \quad (10.38)$$

y un autovalor de multiplicidad $N - M$:

$$\lambda_k = \frac{1}{M} \sum_{k=0}^{M-1} F'\left(\frac{2\pi k}{M}\right). \quad (10.39)$$

$\lambda_0 = 0$ es el autovalor longitudinal. Para $M = 1$, se recuperan las expresiones de la sincronización completa. En términos de los coeficientes de Fourier de

F quedan:

$$\lambda_p = \sum_{n=1}^{\infty} \left[B'_{nM} - \frac{B'_{nM+p-M} + B'_{nM-p}}{2} + i \frac{A'_{nM+p-M} - A'_{nM-p}}{2} \right] \quad (10.40)$$

$$\lambda_M = \sum_{n=1}^{\infty} B'_{nM} \quad (10.41)$$

donde $A'_n = -nB_n$ y $B'_n = nA_n$ son los coeficientes de Fourier de la derivada F' . La condición parte real < 0 implica que sólo los coeficientes B'_n determinan si el estado de M clusters es estable, es decir, los A_n , es decir, la parte **impar** de F . El análisis de clusters no idénticos involucra también los otros coeficientes.

Ejemplo. Sea:

$$F(\phi) = -\sin \phi + a_2 \sin 2\phi + a_3 \sin 3\phi. \quad (10.42)$$

Tenemos:

Autovalor	$M = 1$	$M = 2$	$M = 3$
λ_1	$-1 + 2a_2 + 3a_3$	$1 + 2a_2 - 3a_3$	$1/2 - a_2 + 3a_3$
λ_2	—	$2a_2$	$1/2 - a_2 + 3a_3$
λ_3	—	—	$3a_3$

FIGURAS: TRES PANELES, CON LOS DIAGRAMAS DE FASES DE 1, 2 Y 3 CLUSTERS

En las figuras, la región sombreada corresponde a clusters estables. Obsérvese que estas regiones se superponen, de manera que en ciertas regiones hay multiestabilidad. El estado final depende de las condiciones iniciales. El origen, donde $a_2 = a_3 = 0$ sólo está en la región de $M = 1$. En general, M -clusters son inestables a menos que haya armónicos de orden M o superiores en el desarrollo de F .

Esta descripción no agota las posibilidades: podría haber configuraciones estables con clusters desiguales. Esto es una propiedad general de estos sistemas globalmente acoplados: elevada multiestabilidad, y gran dependencia en las condiciones iniciales. Se ha conjeturado que este tipo de comportamiento, en sistemas neuronales, podría utilizarse para codificar y decodificar información.

10.4. Otros acoplamientos

Mencionemos brevemente otros posibles acoplamientos. Por ejemplo si:

$$F_{ij}(\phi_i, \phi_j) = \frac{1}{N} [f_1(\phi_i) - f_2(\phi_j)] \quad (10.43)$$

tenemos:

$$\dot{\phi}_i = \omega + f_1(\phi_i) - \frac{1}{N} \sum_j f_2(\phi_j). \quad (10.44)$$

Con:

$$f_1(\phi) = A \sin \phi + A_2 \sin 2\phi + A_3 \sin 3\phi \quad (10.45)$$

$$f_2 = B \cos \phi. \quad (10.46)$$

Puede haber estados con fase estacionaria:

FIGURA: DIAGRAMA DE FASES

En caso de que $A_1 = B = 0,5$ + armónicos superiores, se rompe la incoherencia y se forman clusters:

FIGURA: FASES DE CLUSTERS.

Sobre este sistema, ver el paper de Golomb [58].

10.5. Ensembles de osciladores heterogéneos

La heterogeneidad y las fluctuaciones siempre presentes en sistemas naturales macroscópicos tienen como consecuencia la diversidad en las propiedades de los componentes individuales, más la existencia de fuerzas externas aleatorias.

Supongamos en primer lugar la heterogeneidad, para lo cual permitimos que los osciladores sean distintos en sus frecuencias naturales. Veremos que puede alcanzarse un estado de sincronización parcial. Sea el sistema:

$$\dot{\phi}_i = \omega_i + \frac{k}{N} \sum_{j=1}^N \sin(\phi_j - \phi_i) \quad (10.47)$$

donde las ω_i están distribuidas aleatoriamente con distribución $g(\omega)$.

El movimiento individual, como resultado de la interacción, es complicado y típicamente caótico. En general, la frecuencia real de cada oscilador $\dot{\phi}_i \neq \omega_i$, y conviene definir una **frecuencia efectiva**:

$$\omega'_i = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T \dot{\phi}_i(t) dt. \quad (10.48)$$

A un valor crítico del acoplamiento k se forma un cluster con una fracción de los osciladores moviéndose con igual frecuencia efectiva Ω . Las fases de estos osciladores no son idénticas. El número de osciladores en el cluster crece a medida que k crece por encima del valor crítico k_c . Los valores de Ω y k_c

dependen de la distribución $g(\omega)$. La sincronización de frecuencia en este sistema tiene características de fenómeno crítico en el límite $N \rightarrow \infty$.

Pasemos al análisis. Definamos una **densidad de fase** (para una descripción estadística del sistema):

$$n(\phi, t) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \delta[\phi - \phi_i(t)], \quad (10.49)$$

con lo cual el producto $n(\phi, t)d\phi$ representa la fracción de osciladores en el intervalito $d\phi$ de $[0, 2\pi)$ a tiempo t , o sea la probabilidad de encontrar un oscilador en $d\phi$. Está normalizada:

$$\int_0^{2\pi} n(\phi, t)d\phi = 1 \quad \forall t. \quad (10.50)$$

Usamos la densidad de fase para reemplazar la suma de (10.47) por una integral:

$$\frac{1}{N} \sum_j \sin(\phi_j - \phi_i) \rightarrow \int_0^{2\pi} n(\phi) \sin(\phi - \phi_i) d\phi \quad (10.51)$$

$$\Rightarrow \dot{\phi}_i = \omega_i + k \int_0^{2\pi} n(\phi) \sin(\phi - \phi_i) d\phi \quad (10.52)$$

que tiene la forma:

$$\dot{\phi}_i = \omega_i + k\sigma \sin(\Phi - \phi_i) \quad (10.53)$$

(tal como en el sistema de osciladores idénticos), con el **parámetro de orden**:

$$\sigma(t)e^{i\Phi(t)} = \int_0^{2\pi} n(\phi, t)e^{i\phi} d\phi. \quad (10.54)$$

En el estado más sencillo, con los osciladores distribuidos uniformemente en $[0, 2\pi)$, $n = 1/2\pi$, obtenemos $\sigma(t) = 0$, con lo que el efecto del acoplamiento desaparece y cada oscilador se mueve con su frecuencia natural.

El movimiento *colectivo* más sencillo consiste en rotaciones rígidas a frecuencia $\Omega \Rightarrow n(\phi, t) = n_0(\phi - \Omega t)$, y $\Phi(t) = \Phi_0 + \Omega t$. Entonces

$$\sigma e^{i\Phi_0} = \int_0^{2\pi} n_0(\phi) e^{i\phi} d\phi$$

es independiente del tiempo (resultado que se obtiene de hacer formalmente la integral en (10.54)).

Si introducimos la **fase relativa** Φ_i de cada oscilador respecto de la fase promedio $\Phi(t)$, $\Phi_i = \phi_i - \Phi(t) = \phi_i - \Phi_0 - \Omega t$:

$$\Rightarrow \dot{\Phi}_i = \dot{\phi}_i - \Omega$$

y con $\sin(\Phi - \phi_i) = -\sin(\phi_i - \Phi) = -\sin \Phi_i$:

$$\Rightarrow \dot{\Phi}_i = \omega_i - \Omega - k\sigma \sin \Phi_i. \quad (10.55)$$

Y tanto Ω como σ deben resolverse autoconsistentemente.

La ecuación (10.55) es idéntica a la ecuación para diferencia de fase de dos osciladores acoplados:

$$\dot{\Delta\phi} = \Delta\omega - K \sin \Delta\phi, \quad (10.56)$$

identificando $\Delta\omega$ con $\omega_i - \Omega$ y K con $k\sigma$. Recordando el análisis realizado en la Sección 10.1.1, la dinámica tiene un punto fijo cuando ω_i es cercano a Ω , $|\omega_i - \Omega| < k\sigma$, en cuyo caso (análogamente a la sincronización de frecuencia de dos osciladores):

$$\phi_i(t) = \Omega t - \boxed{\psi_i} \leftarrow \Phi_0 + \arcsin[(\omega_i - \Omega)/k\sigma]. \quad (10.57)$$

O sea, a causa de la interacción, cada oscilador ha corrido su frecuencia de ω_i a $\omega'_i = \Omega$.

Por otro lado, si $|\omega_i - \Omega| > k\sigma$, la solución es:

$$\phi_i(t) = \omega'_i t + \psi[(\omega_i - \Omega)t] \quad (10.58)$$

con ψ una función 2π -periódica y

$$\omega'_i = \Omega + (\omega_i - \Omega) \sqrt{1 - \left(\frac{k\sigma}{\omega_i - \Omega} \right)^2}.$$

Para $|\omega_i - \Omega| \gg k\sigma$ ($\sqrt{\cdot} \approx 1$), $\omega'_i \approx \omega_i$.

Para $|\omega_i - \Omega| \approx k\sigma$ ($\sqrt{\cdot} \approx 0$), $\omega'_i \approx \Omega$.

En ambos casos, vemos que los osciladores no se sincronizan totalmente.

Par una distribución de ω_i y un valor de k dados, los osciladores caen en dos grupos, correspondientes a alguna de las dos categorías recién expuestas. Aquéllos para los cuales $|\omega_i - \Omega| \leq k\sigma$ se clusterizan y giran con frecuencia Ω . El resto se mueve de manera incoherente. El tamaño de estos grupos está dado por Ω y σ .

Volvamos a:

$$\sigma e^{i\Phi_0} = \int_0^{2\pi} n_0(\phi) e^{i\phi} d\phi \quad (10.59)$$

y observemos que σ determina el tamaño del cluster sincrónico. La densidad $n_0(\phi)$ de éste puede calcularse a partir de la distribución de frecuencias naturales usando:

$$n_0(\phi) d\phi = g(\omega) d\omega$$

(relación funcional entre ω y ϕ : dado ω y condiciones iniciales, los osciladores con esa ω dan una cierta fase $\phi(\omega)$), y:

$$\begin{aligned} \phi_i &= \Omega t + \psi_i \\ \Rightarrow n_0(\phi) &= \begin{cases} k\sigma g[\Omega + k\sigma \sin(\phi - \Phi_0)] \cos(\phi - \Phi_0) & \text{si } |\phi - \Phi_0| \leq \frac{\pi}{2} \\ 0 & \text{si no} \end{cases} \end{aligned} \quad (10.60)$$

Poniendo esto en (10.59):

$$\sigma = k\sigma \int_{-\pi/2}^{\pi/2} g(\Omega + k\sigma \sin \phi) \cos \phi e^{i\phi} d\phi \quad (10.61)$$

que define σ de manera implícita. Hay una solución $\sigma = 0$ para todo conjunto de parámetros. Suponiendo que existe una solución $\sigma \neq 0$, separamos partes real e imaginaria:

$$\text{Re: } 1 = k \int_{-\pi/2}^{\pi/2} g(\Omega + k\sigma \sin \phi) \cos^2 \phi d\phi \quad (10.62)$$

$$\text{Im: } 0 = \int_{-\pi/2}^{\pi/2} g(\Omega + k\sigma \sin \phi) \cos \phi \sin \phi d\phi \quad (10.63)$$

Para la parte imaginaria: $\cos \phi \sin \phi$ es impar. Para que la integral sea cero, g debe ser impar alrededor de Ω (ya que a Ω le sumo $k\sigma \sin \phi$ que es impar). Ergo, Ω debe ser ω_0 , el máximo de la g , que debe ser par.

Para la parte real: si k es chico, me queda $g(\omega_0)$ y la integral del $\cos^2 \phi$, con k multiplicando \Rightarrow no me alcanza para que dé 1. Para que dé 1 k debe ser más grande que un cierto valor. Es decir, existe una bifurcación.

Ejercicio: Si $k \rightarrow \infty$, mostrar que se tiene la solución $\sigma = 1$. Pista: $x = k\sigma \sin \phi$ y aproximar $g(\omega_0 + x)$ por una $\delta(x)$, o interpretar geométricamente.

$$1 = \frac{1}{\sigma} \int_{-k\sigma}^{k\sigma} g(\omega_0 + x) \sqrt{1 + \left(\frac{x}{k\sigma}\right)^2} dx$$

FIGURA: INTERPRETACION GEOMETRICA, G Y EL SEMICIRCULO.

La solución que se bifurca para $k > k_0$ tiene la forma de una transición de fase de segundo orden muy rápida:

FIGURA: BIFURCACION DE SIGMA, CON EXPRESIONES AL LADO.

Para analizar este comportamiento, podemos usar la expresión de la parte imaginaria, con $\Omega = \omega_0$ y $\sigma \approx 0$, y desarrollar $g(\omega_0 + k\sigma \sin x)$ hasta segundo orden alrededor de $\sigma = 0$. Con esto, tenemos:

$$\underbrace{\frac{\pi}{2}g(\omega_0)}_a + \frac{\pi}{16}k^3 \overbrace{g''(\omega_0)}^b \sigma^2 = 1, \quad (10.64)$$

<0

($g'' < 0$ porque g tiene un máximo). Es decir, buscamos soluciones reales de:

$$b\sigma^2 + a - 1 = 0 \quad (10.65)$$

$$\Rightarrow \sigma = \pm \sqrt{-4b(a-1)} \quad (\text{elijo el signo } +) \quad (10.66)$$

$$\Rightarrow -4b(a-1) > 0 \quad (10.67)$$

$$4b(1-a) > 0 \quad (10.68)$$

Y reemplazando a y b :

$$\Rightarrow \frac{4\pi}{16}k^3 \underbrace{g''}_{<0} \underbrace{\left(1 - \frac{\pi}{2}kg\right)}_{<0} > 0 \quad (10.69)$$

\Downarrow

$$\boxed{k > \frac{2}{\pi g(\omega_0)} \equiv k_c} \quad (10.70)$$

Y finalmente, tenemos el comportamiento de σ cerca de k_c :

$$\boxed{\sigma = \sqrt{\frac{8g(\omega_0)}{k_c^3 |g''(\omega_0)|}} (k - k_c)}. \quad (10.71)$$

Es decir, $\sigma \approx (k - k_c)^{1/2}$, comportamiento válido para cualquier $g(\omega)$ simétrica con un máximo en ω_0 , siempre que no se anule en $g''(\omega)$ (que no sea “chata”). El exponente $1/2$ es característico de las transiciones de fase de segundo orden en la aproximación de campo medio.

Si $g(\omega)$ es *asimétrica*, pero con un máximo simple, la situación es cualitativamente similar:

FIGURA: BIFURCACION PARA UNA G ASIMETRICA

La distribución de frecuencias del sistema sincronizado también se puede calcular para una distribución $g(\omega)$. Los osciladores que forman el cluster sincronizado, ciertamente, pueden representarse con una delta:

$$G_0(\omega) = r\delta(\omega - \Omega) \quad (10.72)$$

mientras que el resto sigue una distribución $G(\omega)$. Lo que se observa es que $G(\omega)$ es una versión deprimida de $g(\omega)$ alrededor de $\omega_0 = \Omega$:

FIGURA: $G(\Omega)$ DEPRIMIDA

Clustering

Cuando la distribución $g(\omega)$ tiene más de un máximo, pueden formarse clusters. Si los máximos están bien separados, una vez formados los clusters estos se comportan como osciladores únicos, interactuando con los demás clusters. Si los máximos se solapan apreciablemente la emergencia de la sincronización es más sutil, con distinto número de clusters formándose a distintos valores de k .

10.6. Fuerzas fluctuantes

El desorden en estos sistemas puede manifestarse a través de fuerzas estocásticas actuando sobre cada elemento del ensemble. Kuramoto también estudió la sincronización en este tipo de sistemas. Por ejemplo, sean osciladores idénticos:

$$\dot{\phi}_i = \frac{k}{N} \sum_j \sin(\phi_j - \phi_i) + \xi_i(t) \quad (10.73)$$

con

$$\langle \xi_i(t) \rangle = 0 \quad (10.74)$$

$$\langle \xi_i(t) \xi_i(t') \rangle = 2S\delta(t - t') \quad (10.75)$$

Si la intensidad S del ruido no es muy grande, los osciladores forman una “nubecita” alrededor del estado que formarían si $S = 0$.

La descripción de este caso también es mediante una densidad de fase $n(\phi, t)$, que ahora obedece una ecuación de Fokker-Planck cuya solución estacionaria se puede calcular. Se observa también una transición de fase de segundo orden de la clase mean field, $\sigma \sim \frac{2}{\sqrt{k}}(S_c - S)^{1/2}$, que se ilustra en la figura:

FIGURA: TRANSICION DE FASE PARA EL SISTEMA RUIDOSO.

Bibliografía

- [1] Murray, J. D., *Mathematical biology* (Springer, Berlin, 1993).
- [2] D. Brown and P. Rothery, *Models in Biology: mathematics, statistics and computing* (John Wiley & Sons, Chichester, 1993).
- [3] Horsthemke and Lefever, *Noise induced transitions*.
- [4] M. N. Kuperman and H. S. Wio (completar, supervivencia de competidores).
- [5] J. C. Flores, *A mathematical model for Neanderthal extinction*, J. theor. Biol. **191**, 295-298 (1998).
- [6] G. Abramson and D. H. Zanette, *Statistics of extinction and survival in Lotka-Volterra systems*, Phys. Rev. E **57**, 4572 (1998).
- [7] D. Tilman, R. M. May, C. L. Lehman and M. A. Nowak, *Habitat destruction and the extinction debt*, Nature **371**, 65 (1994).
- [8] R. May, *Will a large complex system be stable?*, Nature **238**, 413 (1972).
- [9] I. D. Rozdilsky and L. Stone, *Complexity can enhance stability in competitive systems*, Ecology Letters **4**, 397-400 (2001).
- [10] Melián and Bascompte, Ecol. Lett. **5**, 705 (2002).
- [11] Ifti & Bergersen, *Survival and extinction in cyclic and neutral three-species systems*, Eur. Phys. J. E **10**, 241 (2003).
- [12] May and Leonard (1975).
- [13] N. G. van Kampen, *Stochastic processes in physics and chemistry* (Elsevier Science B.V., Amsterdam, 2003).
- [14] A. J. McKane and T. J. Newman, Phys. Rev. E **70**, 041902 (2004).

- [15] Jacques Monod, *El azar y la necesidad*, Alianza.
- [16] L. Cai, N. Friedman and X. Sunney Xie, *Stochastic protein expression in individual cells at the single molecule level*, Nature **440**, 358-362 (2006).
- [17] R. Tomioka, H. Kimura, T. J. Kobayashi and K. Aihara, *Multivariate analysis of noise in genetic regulatory networks*, Jour. Theor. Biol. **229**, 501-521 (2004).
- [18] M. Scott, B. Ingalls and M. Kaern, *Estimations of intrinsic and extrinsic noise in models of nonlinear genetic networks*, Chaos **16**, 02107 (2006).
- [19] J. Elf and M. Ehrenberg, *Fast evaluation of fluctuations in biochemical networks with the linear noise approximation*, Genome Research **13**, 2475-2484 (2003).
- [20] S. Kauffman, *Metabolic stability and epigenesis in randomly constructed genetic nets*, J. Theor. Biol. **22**, 437-467 (1969).
- [21] Stuart Kauffman, *Antichaos and adaptation*, Sci. Am., Aug. 1991, p. 64.
- [22] Guet et al., Science **296**, 1466 (2002).
- [23] C. Espinosa Soto et al., The Plant Cell **16**, 2923 (2004).
- [24] E. Balleza, E. R. Alvarez-Buylla, A. Chaos, S. Kauffman, I. Shmulevich and M. Aldana, *Critical dynamics in genetic regulatory networks: examples from four kingdoms*, PLoS ONE **3**, e2456 (2008).
- [25] Stuart Kauffman, *The origins of order* (Oxford University Press, USA, 1996).
- [26] Stuart Kauffman, *At home in the universe* (Oxford University Press, USA, 1996).
- [27] J. Hofbauer and K. Sigmund, *Evolutionary games and population dynamics*, (Cambridge, 1998).
- [28] Richard Dawkins, *El gen egoísta*, (Salvat, 1985).
- [29] Kenneth Prestwich, *Game theory*,
http://www.holycross.edu/departments/biology/kprestwi/behavior/ESS/ESS_index_frmset.html
- [30] John Von Neumann and Oskar Morgenstern, *Theory of Games and Economic Behavior*, (Princeton University Press, 1944).

- [31] Jörgen W. Weibull, *Evolutionary game theory*, (MIT Press, 1995).
- [32] John Maynard Smith, *Evolution and the theory of games*, (Cambridge, 1982).
- [33] John Maynard Smith, *The theory of games and the evolution of animal conflicts*, J. Theor. Biol. **47**, 209-221 (1974).
- [34] Robert Axelrod, *The evolution of cooperation* (1984).
- [35] B. Sinervo & C. M. Lively, The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies, Nature **380**, 240-243 (1996).
- [36] H. W. Hethcote, *The mathematics of infectious diseases*, SIAM Review **42**, 599 (2000).
- [37] F. C. Hoppensteadt, *Mathematical methods in population biology* (Cambridge University Press, Cambridge, 1982).
- [38] R. M. Anderson (ed.), *Population dynamics of infectious diseases: Theory and applications* (Chapman and Hall, London, 1982).
- [39] Duncan J. Watts and Steven H. Strogatz, *Collective dynamics of 'small-world' networks*, Nature **393**, 440-442 (1998).
- [40] D. J. Watts, *Small Worlds* (Princeton University Press, Princeton, 1999).
- [41] R. Albert and A.-L. Barabási, *Statistical mechanics of complex networks*, cond-mat/0106096 (2001).
- [42] Barabási, Albert-László and Albert, Réka, *Emergence of scaling in random networks*, Science **286**, 509-512 (1999).
- [43] Barabási, Albert-László, *Scale-Free Networks*, Scientific American **288**, 60-69 (May 2003).
- [44] M. E. J. Newman, *Models of the small world: A review*, cond-mat/0001118 v2 (2000).
- [45] M. Kuperman and G. Abramson, *Small world effect in an epidemiological model*, Phys. Rev. Lett. **86**, 2909 (2001).
- [46] R. Pastor-Satorras and A. Vespignani, *Optimal immunisation of complex networks*, cond-mat/0107066 (2001).

- [47] D. H. Zanette and M. Kuperman, *Effects of immunization in small-world epidemics*, cond-mat/0109273 (2001).
- [48] D. H. Zanette, *Dynamics of rumor propagation on small-world networks*, cond-mat/0110324 (2001). D. H. Zanette, *Critical behavior of propagation on small-world networks*, cond-mat/0105596 (2001).
- [49] R. Pastor-Satorras and A. Vespignani, *Epidemic spreading in scale-free networks*, Phys. Rev. Lett. **86**, 3200 (2001).
- [50] Z. Dezsö and A.-L. Barabási, *Can we stop the AIDS epidemic?*, cond-mat/0107420 (2001).
- [51] J. D. Murray, *How the leopard gets its spots*, Sci. Am. **258** (3), 80-87 (1988).
- [52] G. Nicolis, *Introduction to nonlinear science* (Cambridge University Press, 1995).
- [53] A. J. Koch and H. Meinhardt, *Biological pattern formation: from basic mechanisms to complex structures*, Rev. Mod. Phys. **66**, 1481-1507 (1994).
- [54] Brown and West (eds.), *Scaling in Biology* (Oxford University Press, 2000).
- [55] West, Brown and Enquist, *A general model for the origin of allometric scaling laws in biology*, Science **276**, 122 (1997).

Bibliografía adicional

- [56] G. Abramson and D. H. Zanette, *Statistics of extinction and survival in Lotka-Volterra systems*, Phys. Rev. E **57**, 4572 (1998).
- [57] I. D. Rozdilsky and L. Stone, *Complexity can enhance stability in competitive systems*, Ecology Letters **4**, 397-400 (2001).
- [58] D. Golomb et al., *Clustering in globally coupled phase oscillators*, Phys. Rev. A **45**, 3516 (1992).